А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 60

2

ФЕВРАЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1975

***Журнал основан в 1916 г.***
***Издается 12 раз в год***



*Адрес редакции «Ботанического журнала»:*
*199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1*
*Ленинградское отделение издательства «Наука»*

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *Н. И. Журавлева, Л. Я. Комм* и *Г. И. Суворова*

Сдано в набор 6/XI 1974 г. Подписано к печати 17/I 1975 г. Формат бумаги 70×108$^{1}/_{16}$.
Печ. л. 10+$^{1}/_{2}$ вкл. = 14.8 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.80. Тип. зак. 1607. М-33518. Тираж 2835.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 581.3+581.331.2 : 582.889.2

Э. С. Терёхин, М. С. Яковлев, З. И. Никитичева

# РАЗВИТИЕ МИКРОСПОРАНГИЯ, ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН, СЕМЯПОЧКИ И ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У *CYNOMORIUM SONGARICUM* RUPR. *(CYNOMORIACEAE)*

E. S. TERYOKHIN, M. S. YAKOVLEV, Z. I. NIKITICHEVA. DEVELOPMENT OF MICROSPORANGIUM, POLLEN GRAINS, OVULE AND EMBRYO SAC IN *CYNOMORIUM SONGARICUM* RUPR. (*CYNOMORIACEAE*)

Изучено развитие микроспорангия, пыльцевого зерна, семяпочки и зародышевого мешка у *Cynomorium songaricum* Rupr. Дифференциация клеточных слоев стенки микроспорангия совершается в центробежной последовательности, тапетум происходит из париетального слоя стенки спорангия. Тапетум гландулярный, состоит из 1—2 слоев двуядерных клеток. В эндотеции формируются фиброзные утолщения. Мейоз симультанного типа. Отмечено образование каллозных оболочек вокруг микроспороцитов. Пыльцевые зерна одиночные, двуклеточные, 3-борозднопоровые.

Завязь однокамерная с одной свисающей, крассинуцеллятной, ортогемитропной, однопокровной, апотропной, хорошо дифференцированной семяпочкой. Эпидермальные клетки терминальной области нуцеллуса разрастаются, формируя псевдонуцеллярный колпачок. Единственная археспориальная клетка преобразуется в материнскую клетку мегаспор без отделения кроющей клетки. Зародышевый мешок Polygonum-типа, развивается из халазальной мегаспоры тетрады. Структуры андроцея представляют мало возможностей для выяснения родственных связей *Cynomorium*. *C. songaricum* принципиально отличается от изученных представителей сем. *Balanophoraceae* организацией семяпочко-завязевого комплекса. Сходство в организации соцветий *Cynomorium* и представителей сем. *Balanophoraceae* является результатом конвергенции и не может служить доказательством родственных связей *Cynomorium* и *Balanophoraceae*. Полученные данные свидетельствуют в пользу выделения *Cynomorium* в отдельное семейство и, возможно, в особый порядок.

Растения, подобные *Cynomorium*, вызывают и еще долго будут вызывать большой интерес у исследователей в связи с тем, что они представляют собой крайние зримые результаты длительного воздействия паразитного образа жизни. Бесхлорофильные, проводящие большую часть жизни подземно, на корнях растений-хозяев, оригинальные в своих формах и способах развития, — паразитные цветковые растения, подобные *Cynomorium* дают обильную пищу для размышлений над многими проблемами макроэволюции.

На примере сравнительного изучения *Cynomorium* и других представителей сем. *Balanophoraceae* хорошо прослеживается, в частности, необходимость дальнейших широких исследований проблем конвергентной эволюции, проблемы рудиментарных структур и т. п.

Систематическое положение *Cynomorium* до сих пор точно не определено, что вызвано недостаточной изученностью этого растения (особенно его эмбриологических признаков) и наличием конвергентных процессов.

Основываясь на сходных комплексах морфологических признаков, современные систематики то включают *Cynomorium* в качестве полноправного члена в сем. *Balanophoraceae* (Hutchinson, 1959), то настаивают на необходимости выделения особого семейства *Cynomoriaceae* (Тахтаджян, 1966).

В последнее время Куйит (Kuijt, 1969), много занимавшийся морфологией паразитных цветковых растений, определенно высказался за

включение *Cynomorium* в сем. *Balanophoraceae*. Вместе с тем имеющиеся в литературе данные по эмбриологии *Cynomorium coccineum* (Juel, 1903) не подтверждают выводов Куйита и показывают, что вопрос о систематическом положении *Cynomorium* требует дальнейшего изучения.

Вышеизложенные обстоятельства побудили нас исследовать эмбриологию азиатского представителя рода *Cynomorium* — *C. songaricum* Rupr.

## I. Развитие микроспорангия и пыльцевых зерен

Развитие стенки микроспорангия. Каждый пыльник *C. songaricum* содержит 4 спорангия, соединенных попарно в 2 теки. Наши первые наблюдения над образованием стенки спорангия относятся ко времени деления клеток первичного париетального слоя (табл. I, *1*). Спорогенная ткань представлена в это время эллипсоидной массой клеток, не упорядоченных по отдельным слоям и весьма отличных по форме и некоторым деталям внутреннего строения от клеток первичного париетального слоя. Клетки спорогенной ткани в период формирования наружной стенки спорангия довольно активно делятся митотически. Деления спорогенных клеток не ориентированы.

В отличие от спорогенной ткани деления в клетках первичного париетального слоя строго ориентированы: антиклинальные деления служат только для увеличения числа клеток данного слоя, в результате периклинальных делений формируется новый клеточный слой оболочки спорангия. Таким образом, в результате первой «волны» периклинальных делений из первичного париетального слоя образуются тапетум и вторичный париетальный слой (табл. I, *1*).

Вторая «волна» периклинальных делений в клетках вторичного париетального слоя приводит к образованию среднего слоя и эндотеция (табл. I, *2*). Таким образом, для *C. songaricum* характерно центробежное образование стенки мужского спорангия. В связи с тем что тапетум является здесь производным париетального слоя, развитие стенки спорангия *C. songaricum* можно отнести к I типу (Solanaceae-типу), следуя системе, предложенной Т. Б. Батыгиной, Э. С. Терёхиным, Г. К. Алимовой и М. С. Яковлевым (1963).

Сформированная стенка спорангия состоит из 4 клеточных слоев: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Судьба клеток каждого из этих слоев весьма различна.

Тапетум. Тапетум гландулярного типа представлен у *C. songaricum* одним слоем клеток, образующихся на внешней стороне спорангия в результате периклинальных делений клеток первичного париетального слоя (табл. I, *1—3*). Со стороны связника клетки тапетума образуются в результате более или менее упорядоченных периклинальных делений в клетках, примыкающих к спорогенной ткани (табл. I, *1*). Общая картина образования тапетума в спорангии *C. songaricum* свидетельствует о том, что тапетум формируется под определенным воздействием спорогенной ткани, после ее автономизации. Создается впечатление, что внутренняя часть тапетального слоя спорангия есть результат определенных конкурентных воздействий со стороны спорогенной ткани и связника.

Вскоре после образования тапетума наблюдаются характерные преобразования в его клетках, известные и для многих других покрытосемянных растений: клетки тапетума значительно увеличиваются в размерах, часто становятся двуядерными и т. п. (табл. I, *2—7*). Представляется существенным то обстоятельство, что синхронность в развитии клеток тапетума и спорогенной ткани не очень строга: одно и то же морфологическое состояние клеток тапетума может наблюдаться на разных стадиях развития клеток спорогенной ткани и микроспор и, напротив, процессу мейоза могут сопутствовать довольно различные состояния клеток тапетума (табл. I, *5—7*). Клетки тапетума переходят в ценоцитное (двуядерное) состояние примерно начиная со стадии синапсиса материнских клеток спор (табл. I, *4*). Лизис клеток тапетума происходит главным об-

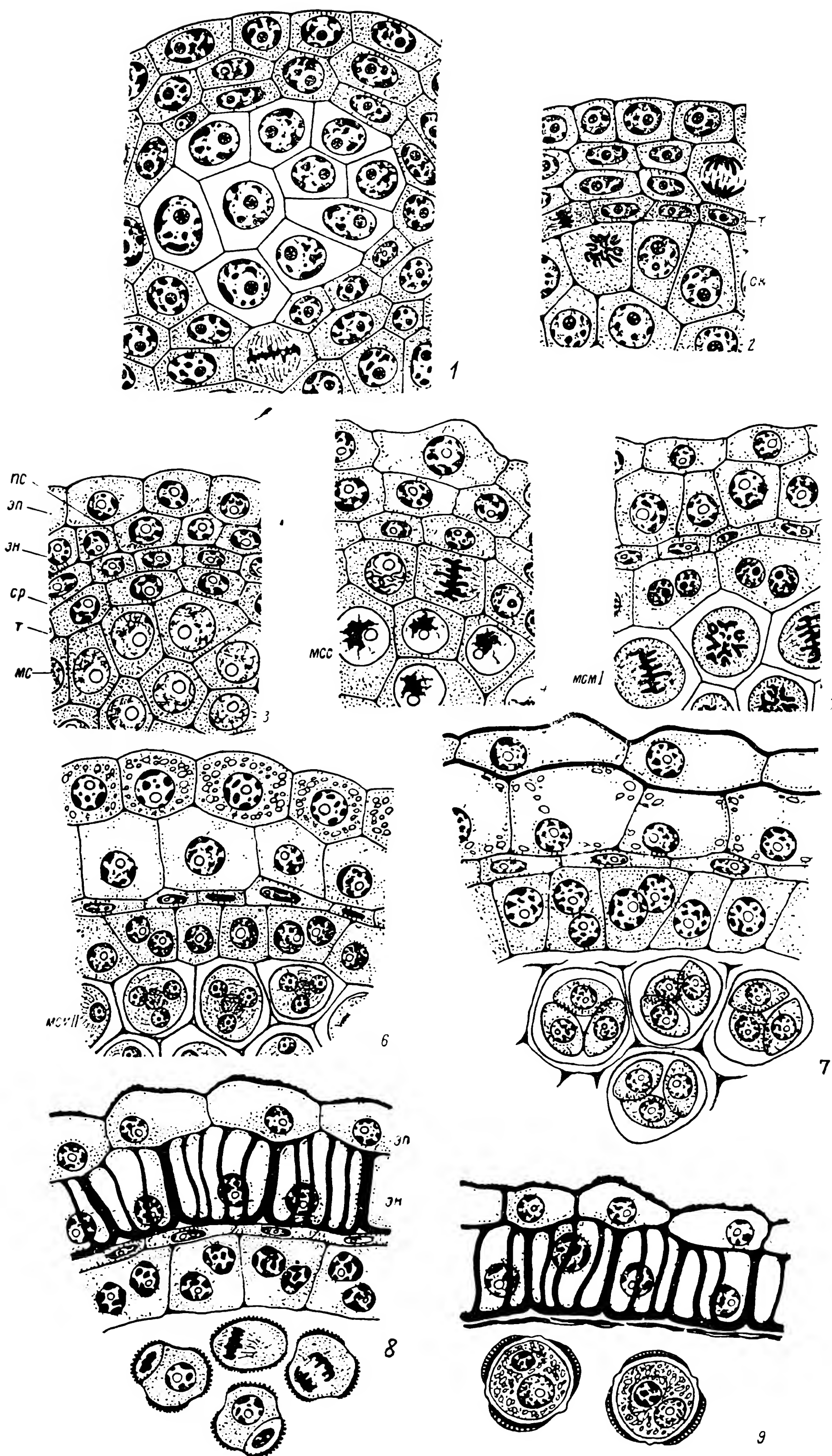



Таблица I

**Развитие мужского спорангия, микроспорогенез и гаметогенез у *Cynomorium songaricum* Rupr.**

*1* — поперечный срез микроспорангия во время деления париетального слоя; *2* — участок поперечного среза микроспорангия во время дифференциации среднего слоя и эндотеция; *3—7* — развитие тапетума и мейоз микроспороцитов; *8*, *9* — развитие пыльцевого зерна и сопряженные изменения слоев стенки микроспорангия. *эп* — эпидермис; *эн* — эндотеций; *ср* — средний слой; *т* — тапетум; *пс* — париетальный слой; *ск* — спорогенные клетки; *мс* — микроспороциты; *мсс* — микроспороцит в фазе синапсиса; *мсм* I — микроспороцит в период I деления мейоза; *мсм* II — микроспороцит в период II деления мейоза.

разом во время развития пыльцевых зерен, особенно быстро после деления пыльцевого зерна на вегетативную и генеративную клетки, и завершается ко времени полного созревания пыльцевых зерен (табл. I, *8*, *9*).

Средний слой. Средний слой является одним из конечных продуктов формирования стенки спорангия (табл. I, *2*). Его клетки приобретают характерную уплощенную форму примерно ко времени синапсиса в материнских клетках спор (табл. I, *4*, *5*). Ядра в клетках среднего слоя сохраняют отчетливую структуру примерно до стадии завершения мейоза (табл. I, *7*). Разрушение клеток среднего слоя происходит главным образом одновременно с развитием микроспор (табл. I, *8*, *9*).

Эндотеций. Эндотеций, как и средний слой, является конечным продуктом формирования стенки спорангия, но дальнейшая судьба этих слоев резко различна. Клетки эндотеция, как и клетки эпидермиса, после сформирования стенки спорангия довольно энергично разрастаются (табл. I, *3*—*7*). Для них характерен хорошо развитый вакуолярный аппарат. Ко времени завершения мейоза в материнских клетках микроспор цитоплазма в клетках эндотеция располагается строго пристенно и в ней появляются крахмальные зерна (табл. I, *7*). Форма образующихся фиброзных утолщений показана на рисунках (табл. I, *8*, *9*).

Спорогенная ткань. На начальных стадиях развития спорогенная ткань представлена округлой массой клеток, несколько вытянутой вдоль пыльника, содержащих сравнительно крупные ядра. Форма клеток строго не детерминирована (табл. I, *1*, *3*, *4*, *5*). Неориентированные деления в клетках спорогенной ткани заканчиваются примерно ко времени завершения формирования наружной стенки спорангия. Спорогенные клетки переходят в профатическое состояние материнских клеток микроспор.

Стадия синапсиса (табл. I, *4*) — наиболее длительная во всем периоде профазы мейоза. Уже во время первого мейотического деления вокруг материнских клеток микроспор наблюдается характерная утолщенная каллозная оболочка (табл. I, *5*). Эта каллозная оболочка сохраняется некоторое время и после образования молодых микроспор (табл. I, *7*). Редукционное деление симультанного типа (табл. I, *5*, *6*). Тетрады микроспор вскоре после образования распадаются на отдельные пыльцевые зерна.

Развитие пыльцевого зерна. Молодые пыльцевые зерна находятся в гнезде пыльника в окружении тапетальной ткани и в начале своего существования довольно энергично растут. Почти одновременно с началом образования фиброзных утолщений в клетках эндотеция в пыльцевых зернах происходит деление с образованием вегетативной и генеративной клеток (табл. I, *8*). Для пыльцевых зерен *C. songaricum* характерно типичное для покрытосемянных пристенное образование генеративной клетки. Деления в пыльцевых зернах из одного спорангия происходят довольно синхронно. Можно, однако, наблюдать в одно и то же время в одном и том же спорангии пыльцевые зерна с метафазной пластинкой первого деления и пыльцевые зерна, имеющие сформированную генеративную клетку (табл. I, *8*). Это, возможно, указывает на некоторые различия темпов деления в разных пыльцевых зернах. Зрелые пыльцевые зерна одиночные, двуклеточные, трехборозднопоровые (табл. I, *9*).

## II. Развитие семяпочки и зародышевого мешка

Развитие семяпочки. Семяпочка *C. songaricum* возникает в виде меристематического бугорка (табл. II, *1*) на вентральной стороне стенки завязи. Развитие зачатка семяпочки уже с самых первых стадий происходит несимметрично. Более энергично разрастается та сторона зачатка семяпочки, которая обращена к противоположной стенке завязи (табл. III, *В*). Вскоре после начала разрастания меристематического бугорка семяпочки в гиподермальном слое клеток можно выделить одну из них, отличающуюся сравнительно большими размерами самой клетки

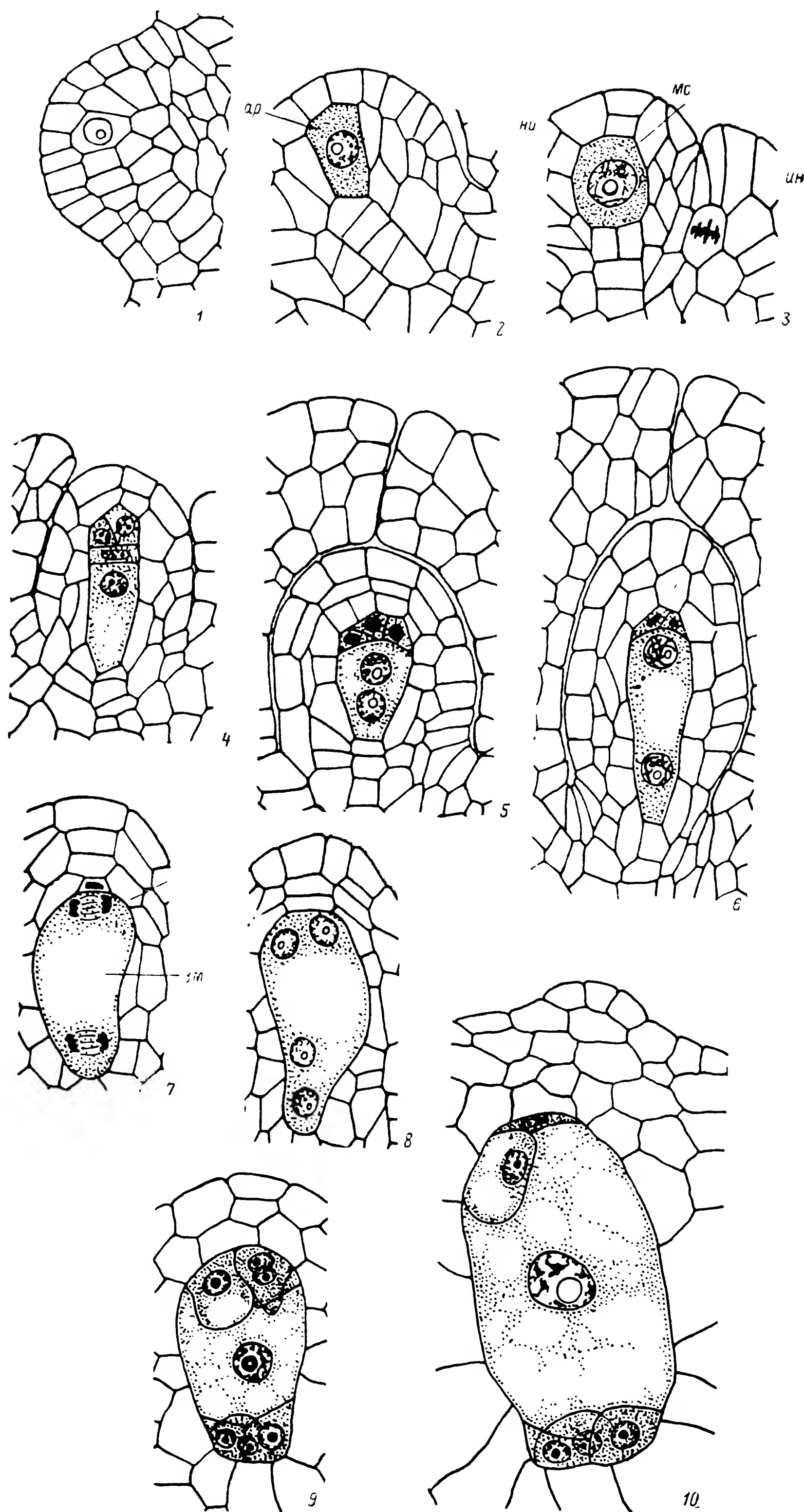



Таблица II

**Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Cynomorium songaricum* Rupr.**

*1—4* — начальные стадии развития семяпочки (до завершения мейоза); *5—8* — развитие зародышевого мешка; *9, 10* — сформированный зародышевый мешок до и после оплодотворения. *ар*—археспориальная клетка; *нц* — нуцеллус; *ин* — интегумент; *мс* — макроспороцит; *зм* — зародышевый мешок.

и ее ядра и более густой цитоплазмой (табл. II, *1*, *2*). Как показывает ее дальнейшая судьба, это единственная клетка археспория, которая располагается почти точно под центральной верхушечной зоной разрастающегося зачатка семяпочки. Размеры клетки свидетельствуют о том, что она выпала из общего ритма клеточных делений окружающей ее ткани. Можно думать, что ее судьба определяется, помимо прочего, также и субтерминальным положением, столь характерным для семяпочек покрытосемянных с одиночной археспориальной клеткой.

Наши наблюдения показывают, что археспориальная клетка превращается у *C. songaricum* в материнскую клетку мегаспор без отделения кроющей клетки (табл. II, *2*, *3*).

Для семяпочек *C. songaricum* характерно образование специфического псевдонуцеллярного колпачка, развивающегося из клеток эпидермы нуцеллуса в его терминальной области. Подобное разрастание отмечал и Жуэль (Juel, 1903) у *C. coccineum*, но он, однако, не проследил его происхождение. Псевдонуцеллярный колпачок развивается в результате периклинальных делений клеток эпидермы нуцеллуса и их производных. Его образование не характерно для большинства покрытосемянных, что позволяет использовать псевдонуцеллярный колпачок в качестве одного из существенных признаков при определении систематического положения рода *Cynomorium*.

Псевдонуцеллярный колпачак *C. songaricum* возникает вскоре после дифференциации археспориальной клетки и его развитие заканчивается ко времени сформирования двух- четырехклеточного зародышевого мешка (табл. II, *6—8*). В это время он состоит из 2—4, чаще из 3 клеточных слоев, окружающих терминальную область зародышевого мешка (табл. II, *7—10*).

Уже в самом начале профазы мейотического деления материнской клетки мегаспор в семяпочке *C. songaricum* можно наблюдать заложение единственного интегумента (табл. II, *3*). Разрастание интегументарной ткани и смыкание интегумента с образованием микропиле завершается примерно ко времени образования молодого двуядерного зародышевого мешка (табл II, *4—6*). Вполне сформированный интегумент состоит из 6—8-клеточных слоев.

Семяпочка *C. songaricum* относится скорее к крассинуцеллятному типу, однако основную массу ее ткани составляют клетки интегумента и халазы. Собственно нуцеллус вначале занимает скромную часть общей клеточной массы семяпочки. Для семяпочки *C. songaricum* характерна хорошо развитая проводящая система, составляющая как бы единое целое с проводящей системой завязи (табл. III, *B*, *4*). На взаимоотношении семяпочки и завязи *C. songaricum* в процессе их развития следует остановиться особо. В каждой завязи *C. songaricum* закладывается и развивается одна единственная весьма дифференцированная семяпочка (табл. III, *B*). Соотношения в развитии семяпочки и полости завязи *C. songaricum* указывают на их высокую взаимную приспособленность. Удивительно, что корреляции в развитии и строении завязи и семяпочки *C. songaricum* во многом напоминают таковые у злаков: и там, и здесь в полости завязи одна хорошо развитая массивная семяпочка дорсовентрального строения; и там, и здесь дорсовентральности строения семяпочки соответствует дорсовентральность строения завязи; и там, и здесь семя и плод созревают и распространяются в едином комплексе, образуя в сущности комплексную структуру, в которой плод берет на себя функции семени. Разумеется, речь здесь может идти не о родстве, но о сходстве эколого-структурных механизмов распространения этих растений.

Ко времени созревания зародышевого мешка клетки нуцеллуса *C. songaricum* начинают разрастаться (табл. II, *8*, *9*). Это разрастание происходит особенно интенсивно после оплодотворения (табл. II, *10*). При этом, клетки, прилегающие к зародышевому мешку, разрастаются значительно энергичнее, чем более удаленные от него. Морфологическое и биологическое значение этого явления остается неразгаданным. Зрелая семя-

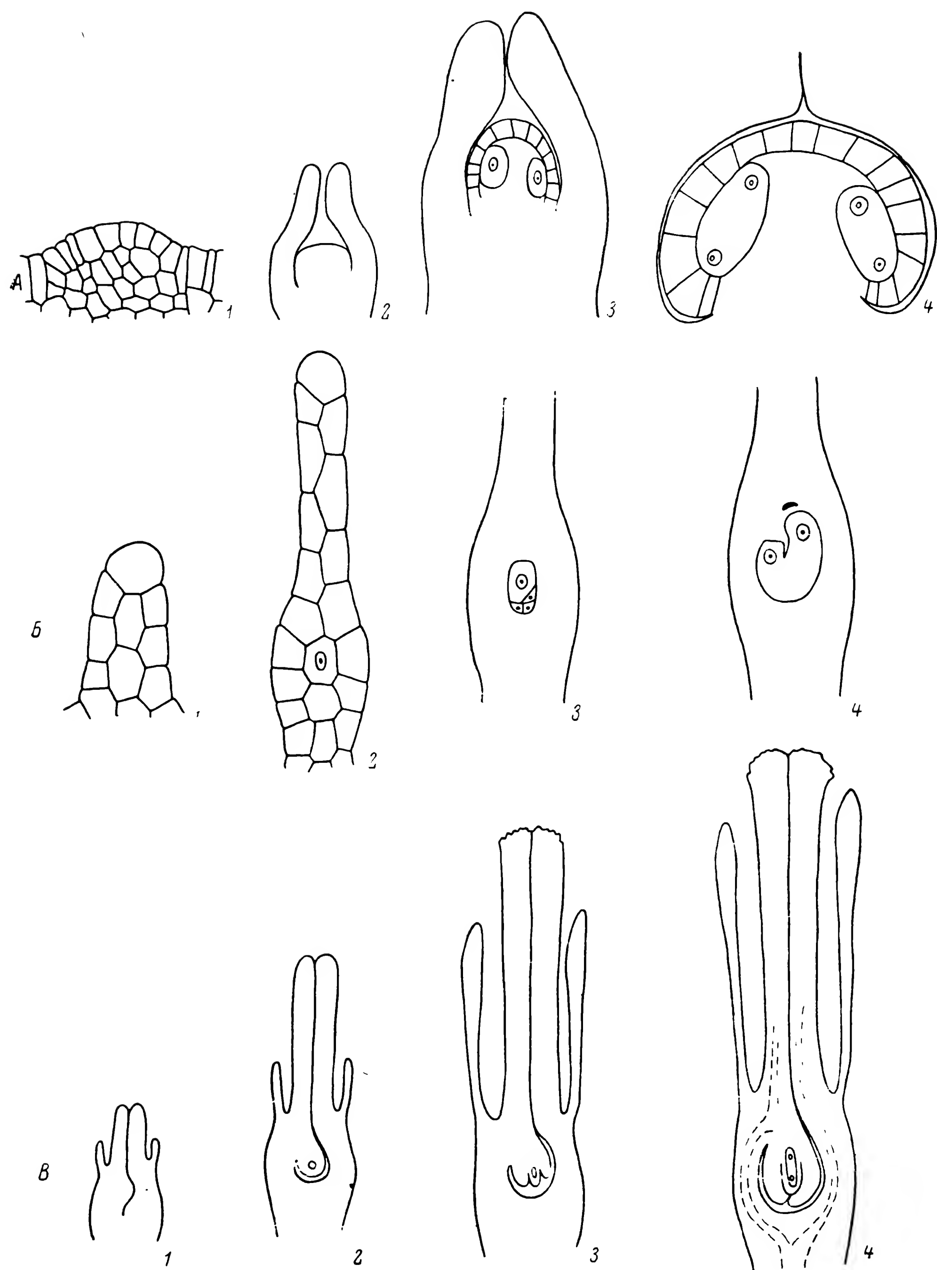



Таблица III

**Развитие и строение цветка (*1—4*) у некоторых представителей сем. *Balanophoraceae* и рода *Cynomorium*.**

*А* — Helosis-тип, на примере *Rhopalocnemis phalloides* (по Lotsy, 1901); *Б* — Balanophora-тип, на примере *Balanophora thwaitesii*; *В* — Cynomorium-тип, на примере *Cynomorium songaricum*.

почка *C. songaricum* может быть описана как сидячая, апотропная, ортогемитропная (табл. III, *B*).

Развитие археспория и зародышевого мешка. Как мы уже отмечали, археспориальная клетка в семяпочке *C. songaricum* закладывается субэпидермально, у вершины семяпочки, и без отделения кроющей клетки превращается в материнскую клетку мегаспор (табл. II, *1—3*). В результате мейоза образуется Т-образная тетрада мегаспор. Халазальная мегаспора в дальнейшем развивается в зародышевый мешок, остальные три — дегенерируют и поглощаются развивающейся мегаспорой (табл. II, *3—7*). Таким образом, этот этап развития свидетельствует о моноспорическом характере развития зародышевого мешка.

Ядро халазальной макроспоры делится вскоре после ее образования, и в процессе роста зародышевого мешка 2 вновь образовавшихся ядра расходятся к его полюсам (табл. II, *5*, *6*). В центральной части двуядерного зародышевого мешка образуется большая вакуоль. Фигуры делений ядер в двуядерном зародышевом мешке располагаются либо поперек зародышевого мешка, либо вдоль его продольной оси (табл. II, *7*, *8*). При этом фигура деления микропилярного ядра всегда располагается поперек продольной оси зародышевого мешка, тогда как фигура деления халазального ядра может изменять свое положение.

Формирование структуры зрелого зародышевого мешка (табл. II, *9*) происходит обычным для Polygonum-типа способом развития.

Зрелый зародышевый мешок семиклеточный, восьмиядерный, овальной формы, иногда с как бы «срезанным» халазальным концом. После оплодотворения зародышевый мешок значительно увеличивается в размерах (табл. II, *10*).

## III. Обсуждение

Данные по развитию микроспорангия и пыльцевого зерна дают нам мало возможностей для обсуждения сходства и различий в аналогичных структурах *Cynomorium* и представителей сем. *Balanophoraceae*. Дело в том, что сходство в некоторых признаках развития мужской генеративной сферы у *Cynomorium* и представителей сем. *Balanophoraceae* не является специфичным для этих растений. Так, например, четырехслойная стенка микроспорангия, симультанный тип мейоза в микроспороцитах, одиночные, двуядерные, трехбороздчатопоровые пыльцевые зерна характерны не только для *Cynomorium* и *Balanophoraceae*, но и для многих других покрытосемянных растений.

Различия в строении андроцея в целом более специфичны. Так, для многих *Balanophoraceae* характерно образование синандриев, включающих большое количество пыльцевых гнезд (иногда до 30) (Терёхин, Яковлев, 1967). У тех видов, у которых синандрии не образуются, в мужских цветках развивается обычно несколько тычинок (чаще 2 или 3, обычно более или менее сросшихся). У *C. songaricum* каждый мужской и обоеполый цветок имеет одну тычинку с четырехгнездным пыльником обычного строения.

Как отметил Куйит (1969), изменчивость в строении мужских цветков *Balanophoraceae* так велика, что служит камнем преткновения для того, чтобы рассматривать семейство как естественное единство. Мы, со своей стороны, считаем возможным связать это многообразие с особенностями опыления. Как раз у многих насекомоопыляемых паразитных растений из сем. *Rafflesiaceae* и *Balanophoraceae* развиваются механизмы опыления, основанные на привлечении иных опыляющих насекомых, например мух, жуков, муравьев, а не таких классических опылителей, как шмели, пчелы и бабочки.

Особое строение андроцея, множественность пыльцевых гнезд и пыльцы, и морфологическая организация соцветий в целом, по-видимому, объясняются именно этими обстоятельствами.

Результаты изучения женской репродуктивной сферы оказались более

интересными. Как мы уже отмечали (Терёхин, Яковлев, 1967), для баланофоровых характерны 2 принципиально различающихся типа развития и строения завязи и женского цветка, 2 типа развития женского спорангия и 2 типа развития зародышевых мешков. Для Helosis-типа характерен «обычный» способ образования завязи путем радиального разрастания и смыкания ее стенок и развития плаценты в виде свободной колонки («mamelon») (табл. III, *А*, *1—4*). В терминальной области колонки латерально дифференцируются семяпочки, достигающие большей или меньшей степени развития и лишенные покровов. В каждой такой семяпочке формируется биспорический зародышевый мешок, развитие которого протекает тоже довольно своеобразно (см. Fagerlind, 1938).

Развитие женского цветка Balanophora-типа происходит аналогично развитию семяпочек покрытосемянных: археспориальная клетка закладывается непосредственно в субэпидермисе зачатка «цветка» (табл. III, *Б*, *1—4*). Оригинальная инверсия в положении полюсов развивающегося зародышевого мешка указывает, во-первых, на происхождение цветка *Balanophora* из анатропного типа семяпочек и, во-вторых, на необходимость расположения яйцевого аппарата зародышевого мешка в терминальной области цветка — семяпочке в связи с появившейся способностью тканей семяпочки к непосредственному восприятию пыльцы (Терёхин, Яковлев, 1967). Для всех баланофоровых характерна та или иная степень редукции антиподальных структур зародышевого мешка.

Cynomorium-тип развития завязи принципиально отличается от описанных выше. Для *C. songaricum* характерна однокамерная завязь с единственной висячей апотропной ортогемитропной семяпочкой (табл. III, *В*, *1—4*). Нуцеллус семяпочки *C. songaricum* окружен мощным интегументом. В семяпочке хорошо развита проводящая система. Очень характерный признак — образование псевдонуцеллярного колпачка путем периклинальных делений клеток эпидермиса нуцеллуса. Моноспорический зародышевый мешок *C. songaricum* развивается по Polygonum-типу. Зрелый зародышевый мешок устроен обычным образом, с 3 антиподальными клетками в халазальной области.

Имея в виду описанные выше принципиальные особенности в организации и способах развития женской половой воспроизводящей системы, трудно, если не невозможно, представить себе общность *Cynomorium*, *Balanophora* и *Helosis* (*Rhopalocnemis*) (см. Терёхин, Яковлев, 1967) в рамках сем. *Balanophoraceae* или порядка *Santalales*.

Эволюционные преобразования в женской генеративной сфере ремнецветниковых и баланофоровых, представленных Helosis-типом развития, идут очевидным образом в сторону редукции и элиминации семяпочки в связи с замещением функции и структур семени функцией и структурами плода. Крайние представители этого направления эволюции: *Viscum* и *Helosis*.

Напротив, у баланофоровых, представленных Balanophora-типом организации и развития цветка, эволюционные преобразования шли в направлении замещения функций и структур плода функциями и структурами семяпочки. Для *Cynomorium* характерно свое оригинальное направление эволюции, характеризующееся редукцией завязи, при сохранении высокоразвитых структур семяпочки.

По объему и весу семена *Balanophora* и плоды *Cynomorium* отличаются друг от друга весьма незначительно. Очень сходны они и по общему габитусу и организации генеративных побегов и по некоторым особенностям строения вегетирующих систем. Ясно, что это сходство обусловлено общим для этих растений паразитным образом жизни и длительной конвергентной эволюцией в направлении паразитизма. Различия в организации и способах развития женской репродуктивной сферы дают нам определенные основания сомневаться в принадлежности *Cynomorium* к сем. *Balanophoraceae*, равно как и к порядку *Santalales* в целом.

Предложение Хармса (Harms, 1935), поддержанное недавно Куйитом (1969), рассматривать сем. *Balanophoraceae* (включая *Cynomorium*) как

единое целое до той поры, пока не будет выяснено их родство с другими определенными семействами покрытосемянных, является формальным и не отвечает существу дела. Оно основано на признании определенного сходства в организации генеративных побегов и соцветий. Однако достаточно очевидно, что подобное сходство является результатом конвергентных процессов, вызванных паразитным образом жизни и особенностями опыления. Это сходство имеет то же конвергентное значение, что и редукция листьев до чешуй и утрата развитого хлорофиллоносного аппарата, характерная для большинства высокоспециализированных паразитных покрытосемянных. *Cynomorium* — весьма высокоспециализированное паразитное растение со своим особым типом организации и развития. Не будет удивительным, если этот род будет возведен в ранг оригинального порядка *Cynomoriales.*

Мы предполагаем опубликовать в следующей статье данные по развитию эндосперма и зародыша *C. songaricum.* Возможно, что всестороннее изучение эмбриологии этого интересного растения позволит выяснить его родственные связи с другими группами покрытосемянных растений.

## ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., Э. С. Терехин, Г. К. Алимова, М. С. Яковлев. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. Бот. ж., 48, 8 : 1108—1120. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Терёхин Э. С., М. С. Яковлев. (1967). Эмбриология *Balanophoraceae* (к вопросу о гомологиях «цветка» *Balanophora*). Бот. ж., 52, 6 : 745—758. — Juel H. O. (1903). Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. Beich. Bot. Zblt., 13 : 194—202. — Fagerlind F. (1938). Bau und Entwicklung der floralen Organe von *Helosis caulunensis*. Svensk. Bot. Tidskr.. 31—32, 2 : 139—159. — Harms H. (1935) *Balanophoraceae*. In: Engler A., K. Prantl. In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 16b, 296 —339. — Hutchinson J. (1969). The families of flowering plants, 1 : 340. — Kuijt J. (1969). The biology of Parasitic flowering plants. — Lotsy J. P. (1901). *Rhopalocnemis phalloides* Jungh., a morphological-systematical study. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 2, 2 (17) : 73—101.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 30 IV 1974.

---

## SUMMARY

The development of masculine sporangium, pollen grain, ovule and embryo sac in *Cynomorium songaricum* Rupr. has been studied. *C. songaricum* differs principally from other studied representatives of the *Balanophoraceae* family in the organization of the ovule ovary complex. The female flower of *C. songaricum* is characteristic of one-chamber ovary with orthohemitropic, trailing, crassinucellate, one-sheath, well differentiated apotropic ovule. Similar structures are never met with in other members of *Balanophoraceae* family. The similitude of inflorescence structure is obviously a result of convergence and cannot be the proof of affinity between *Cynomorium* and other *Balanophoraceae*.

The data obtained thus suppose the isolation of *Cynomorium* into a separate family, and, probably, even into a special order.

УДК 582 : 001.4 : 582.635.1 (7+72)

И. А. Грудзинская

# О ПРОИСХОЖДЕНИИ АМЕРИКАНСКИХ ВИДОВ *ULMUS* (ГИБРИДОГЕННОСТЬ И ЗНАЧЕНИЕ ФЛАВОНОИДНОГО ПОКАЗАТЕЛЯ)

I. A. GRUDZINSKAYA. ON THE ORIGIN OF THE AMERICAN SPECIES OF *ULMUS* (HYBRIDOGENITY AND SIGNIFICANCE OF «FLAVONOID SCORE»)

Самобытные американские виды *Ulmus thomasii*, *U. serotina*, *U. crassifolia* автор считает гибридогенными и предполагает, что *U. thomasii* и *U. serotina* возникли от гибридизации американских предковых форм, *U. crassifolia* — в результате древней гибридизации американо-евразиатских видов и является дериватом мадротретичных флор. Этот вид обособляется в самостоятельную секцию *Anisoptelea* Grudz.

Флавоноидный показатель, принятый для определения степени эволюционной подвинутости таксонов, у *Ulmus* не дает желаемых результатов вследствие специфики развития и большого значения гибридизационных процессов в эволюции рода. Обеднение таксонов флавоноидами, происходящее в ходе дивергентной эволюции, маскируется у *Ulmus* гибридизационными процессами, так как гибридные формы получают суммарный набор флавоноидов от родительских форм (Santamour, 1972).

По классификации Шнейдера (Schneider, 1916), в Америке встречается 7 видов *Ulmus*, представляющих все 5 секций рода. Это было принято Редером (Rehder, 1949) и подтверждено в недавней сводке Элиаса (Elias, 1970).[1]

Многообразие секций и малочисленность видов предполагают древность форм. Характерное же изменение ареала, произошедшее с третичного времени (в третичных флорах *Ulmus* были широко распространены в западной части Северной Америки, в настоящее время они произрастают только в восточной) позволяет рассматривать их ареал как реликтовый и как возможный центр гибридизационных процессов. В связи с этим выяснение таксономического положения американских видов *Ulmus*, их самобытности и связей с видами Старого Света, представляет значительный интерес. По степени генетической близости к евроазиатским *Ulmus* мы выделяем 3 группы американских видов.

1. Виды викарные, морфологически очень близкие к соответствующим евроазиатским (*U. americana*, *U. rubra*).

2. Виды, принадлежащие к общей американо-азиатской секции. Сюда относим представителей секции *Chaetoptelea*, в которую помимо американских *U. mexicana* и *U. alata* включаем также западногималайский *U. villosa*.

3. Виды с неясным секционным положением, не имеющие аналогов в Старом Свете. Это *U. thomasii*, *U. serotina*, *U. crassifolia*.

---

[1] Таксономическое положение мексиканских видов *U. lesueurii* Standley (1940), а также описанных Мюллером *U. divaricata*, *U. multinervosa*, *U. monterreyensis* (Muller, 1936, 1937, 1942), для нас осталось неясным. Мы не видели их типовых экземпляров, а по приведенным описаниям трудно судить, самостоятельные ли это виды, викарные соответствующим североамериканским (*U. americana*, *U. alata*) и североамерикано-мексиканскому *U. crassifolia* или идентичные им. В связи с этим мы не включаем их в наше обсуждение, отметив лишь, что формы, близкие или идентичные североамериканским, распространены и в Мексике.

Самобытность американских видов определяется в основном последней группой, в связи с чем выявление ее генетических связей особенно важно. Попытки определения родства видов именно этой группы привели к противоречивым заключениям и установление родственных связей оказалось нелегкой проблемой для систематиков.

Мы уже указывали на неясность секционного положения *U. thomasii*, занимающего промежуточное положение между секциями *Blepharocarpus* и *Chaetoptelea* и высказали предположение о его гибридогенности (Грудзинская, 1974). То же можно сказать и в отношении *U. serotina*. Автор вида включил его в секцию *Microptelea* (Sargent, 1899), Шнейдер создал для него монотипную секцию *Trichocarpa*, отметив, что она является связующим звеном между секциями *Microptelea* и *Chaetoptelea*.

По строению соцветий *U. serotina* близок к *U. thomasii*, вегетативные признаки (форма, строение, жилкование и зубчатость листьев и форма почек) связывают его с представителями секции *Blepharocarpus*; расчлененный до основания околоцветник и осеннее цветение сближают его с *U. crassifolia*. По совокупности признаков *U. serotina* можно рассматривать как промежуточную форму между *U. crassifolia* и *U. thomasii* или *U. americana*.

Положение *U. crassifolia* считается в ботанической литературе более или менее определенным. Он включен в секцию *Microptelea*, с которой его связывает глубокая расчлененность околоцветника и осеннее цветение. Однако от этой секции он отличается отсутствием диска, остающимся при плодах околоцветником, расчлененным на узкие доли, причем их 6—8, а не 4—5, как у *U. parvifolia*. Своеобразная форма его околоцветника напоминает скорее цветки *Phyllostyllon brasiliense*, чем *Ulmus*. Характерные для него малоцветковые соцветия, опушенный короткореснитчатый плод, нередко с частично редуцированным крылом, также не свойственны представителям секции *Microptelea*. Форма листьев и плода достаточно своеобразны, хотя и более близки к *U. parvifolia*, чем к другим видам рода. Таким образом, *U. crassifolia* по ряду существенных признаков не подходит к секции *Microptelea*, по некоторым признакам он близок к секциям *Chaetoptelea* и *Blepharocarpus*. Из всех американских видов секционное положение *U. crassifolia* оказывается наименее ясным.

Анализ ареалов рассматриваемых групп видов дает дополнительный интересный материал для обсуждения.

Виды первой группы (викарные евроазиатским *U. americana* и *U. rubra*) распространены наиболее широко, их ареалы более или менее совпадают и близки к ареалу всего рода *Ulmus* в Северной Америке. По характеру распространения это северная группа видов, хорошо представленная в ископаемых флорах западной части Сев. Америки.

Распространение 2-й группы видов (секция *Chaetoptelea*) в Америке более ограничено и приурочено к южной части ареала рода. *U. mexicana* распространен на Мексиканском нагорье и образует в Центральной Америке южную границу ареала рода. *U. alata* произрастает в юго-восточных штатах Сев. Америки: от Флориды до западного Техаса на юге и от Вирджинии до Оклахомы на севере.

Наиболее интересующие нас виды 3-й группы — *U. serotina* и *U. thomasii* — имеют наименьшие ареалы, сосредоточенные в центральной части ареала рода. Одной из характерных особенностей их является распространение на стыке ареалов других видов *Ulmus* и на стыке ботанико-географических областей. Особенно показателен в этом отношении *U. serotina*, его ареал, совпадая с распространением *U. rubra*, *U. americana*, *U. alata*, приходится на стык южной части ареала *U. thomasii* с восточной частью ареала *U. crassifolia* и на область перехода от лесной зоны к зоне прерий. В свою очередь южная часть ареала *U. thomasii* перекрывает северную часть распространения *U. alata* и граничит с северо-восточной окраиной ареала *U. crassifolia* (на фоне ареалов *U. americana* и *U. rubra*). Северная граница ареала *U. thomasii* неустойчива и продолжает продвигаться к северу.

Если учесть, что по границам ареалов легче осуществляются гибридизационные процессы (а для района Аппалачи—Миссисипи они особенно характерны и прослежены на других родах древесных, например *Crataegus*), предположение о гибридном происхождении *U. serotina* и *U. thomasii* не лишено оснований, тем более что и по морфологическим признакам они занимают межсекционное положение.

В свете этого предположения большой интерес представляет работа Сантамоура (Santamour, 1972), изучавшего флавоноиды у 18 видов *Ulmus*. Он исследовал гликозиды кверцетина и, специально обратив внимание на межвидовые гибриды, полученные от искусственного скрещивания, подтвердил на *Ulmus* известное положение, что гибриды получают суммарный флавоноидный набор от родительских форм. Его вывод дал основание по крайней мере для двух утверждений относительно диагностического значения флавоноидного состава: 1) гибриды должны обладать в большинстве случаев бóльшим числом флавоноидов, чем негибридные формы; 2) флавоноидный состав гибридных видов может послужить ключом для выяснения родительских форм.

Задачу анализа флавоноидного состава *Ulmus* облегчает новая оригинальная работа (Bate-Smith a. Richens, 1973), посвященная детальному исследованию флавоноидов в сем. *Ulmaceae* (s. str.) и особенно в роде *Ulmus* (изучено 35 видов). Авторы рассматривали флавоноидный состав таксонов с филогенетической точки зрения и оценивали эволюционную подвинутость таксонов по степени обедненности их флавоноидами. Уменьшение принятого ими флавоноидного показателя они связывали с уменьшением примитивности таксонов и удаленностью их от центра происхождения рода. Считая, что *Ulmus* происходит из Юго-Восточной Азии, авторы, вопреки ожиданиям, получили наибольший флавоноидный показатель у американских видов *Ulmus*.

В связи с этим они указали на возможный второй центр примитивных видов в Америке, а также на отсутствие достаточно четких корреляций флавоноидного показателя и эволюционной подвинутости таксонов у рода *Ulmus*. Однако оценка флавоноидного показателя, по-видимому, не может быть одинаковой для всех родов. Во всяком случае она должна быть иной у родов, в эволюции которых большое значение имеют гибридизационные процессы. Гибридизация не может не маскировать происходящее в процессе дивергентной эволюции обеднение таксонов флавоноидами и уменьшение флавоноидного показателя. Так, например, наибольший набор флавоноидов и наибольшее значение флавоноидного показателя может оказаться не только у наиболее древних, примитивных форм, но и у молодых, в том числе и у эволюционно более подвинутых гибридных видов, особенно если состав флавоноидов родительских форм различен (понятие «деспециализации» в смысле Цвелева, 1974). С другой стороны, низкий флавоноидный показатель могут иметь помимо молодых эволюционно подвинутых форм и древние специализированные формы и виды гибридного происхождения, если флавоноидный состав обеих родительских форм был одинаков.

Анализ всего рода *Ulmus* дает некоторые основания для предположения, что история развития этого рода по крайней мере с палеогена тесно связана с гибридизационными процессами и что происхождение ряда современных видов — результат межвидовой гибридизации. Для рода *Ulmus* это подтверждается обилием гибридных форм в природе и легкостью получения их в культуре.

Представители рода *Ulmus* обладают всеми признаками, которые считаются необходимыми для успешной гибридизации и для распространения гибридных форм. Им свойственны: 1) одинаково высокое число хромосом для всех видов ($2n=28$, $x=14$), однородная кариограмма, небольшие размеры и однообразие хромосом (Грудзинская, Захарьева, 1967); 2) ветроопыляемость и большая степень самостерильности цветков (Johnson, 1946); 3) фертильность гибридов и их потомства; 4) большое количество мелких разносимых ветром плодов, высокий процент всхожести и быстрота

прорастания семян, сравнительная нетребовательность всходов к условиям среды, обеспечивающие быстрое расселение в новых экологических нишах.

Род *Ulmus*, как и все сем. *Ulmaceae*, относится к группе таксонов, довольно широко распространенных среди древесных растений, в развитии которых преобладает стабилизирующая форма отбора. Древность форм сочетается со значительной степенью эволюционной подвинутости. Различия между степенью специализации ископаемых форм, древних современных и молодых форм невелики или почти не улавливаются, хотя возраст древних форм определяется в десятки миллионов лет. У этих таксонов нет также четкой закономерности в распространении древних и молодых форм. Все это, и особенно гибридизация, нарушает корреляцию между подвинутостью таксонов и обеднением их флавоноидами.

Учитывая сказанное, проанализируем флавоноидный состав американских видов *Ulmus* по выделенным нами трем группам (на основани. данных Bate-Smith a. Richens, 1973; Santamour, 1972).

1-я группа видов имеет наименьший флавоноидный показатель: *U. americana* — 1, *U. rubra* — 2; у них нет наиболее примитивных флавоноидных соединений мирицетина и дельфинидина. Общее число найденных флавоноидов — по 6 у каждого вида. Средний флавоноидный показатель — 1.5.

2-я группа видов из секции *Chaetoptelea* более всего соответствует представлениям авторов о корреляции флавоноидного показателя с эволюционной подвинутостью видов и удаленностью их от центра происхождения рода. Флавоноидный показатель у гималайского *U. villosa* — 4, *U. mexicana* — 2—3, *U. alata* — 2. Снижение флавоноидного показателя у американских видов произошло за счет отсутствия наиболее примитивного флавоноида мирицетина (под вопросом наличие у них и дельфинидина).

Общее число флавоноидов у *U. alata* — 9, средний флавоноидный показатель — 2.5.

3-я группа видов неоднородна как по флавоноидному показателю, так и по составу флавоноидов. Максимально возможный флавоноидный показатель у *U. serotina* — 4, у *U. crassifolia* — 3, оба вида имеют примитивные флавоноиды; *U. thomasii* — 2, мирицетин и дельфинидин этот вид не содержит. Общее число найденных флавоноидов у *U. serotina* — 11, *U. thomasii* — 10, *U. crassifolia* — 9. Средний флавоноидный показатель — 3.

Исходя из предпосылок упомянутых авторов (Bathe-Smith a. Richens) виды 1-й группы следует рассматривать как наиболее эволюционно подвинутые. Однако эту группу представляют, несомненно, древние виды, аналоги которых известны по крайней мере из палеогена. Низкий флавоноидный показатель и отсутствие примитивных флавоноидов у них объясняется ранней (древней) специализацией.

3-я группа видов имеет наибольшее число флавоноидов (у остальных видов *Ulmus* их от 5 до 8) и наибольший флавоноидный показатель. Но ее представителей нельзя отнести к числу наиболее примитивных. Их флавоноидный показатель и большое число флавоноидов — результат гибридного происхождения — объединения флавоноидного набора родительских форм. Попытаемся сопоставить их флавоноидный состав с флавоноидами предполагаемых родителей.

Качественный состав флавоноидов *U. serotina* почти равен сумме флавоноидов *U. crassifolia* и *U. americana* (в эту сумму не включено вещество, обозначенное Сантамоуром как № 6, но оно не всегда обнаруживается у *U. serotina*, во всяком случае, Сантамоур не нашел его у гибридов *U. serotina*$\times$*U. parvifolia*). Таким образом, по флавоноидному составу *U. crassifolia* и *U. americana* могут быть родительскими формами *U. serotina*, чему не противоречат их морфологические признаки и распространение. Однако скрещиванию этих видов препятствует фенологический барьер: *U. americana* цветет весной, *U. crassifolia* — осенью. Это разли-

чие при стабильной ритмике — существенная преграда для гибридизации. Однако полученные нами сведения скорее говорят о лабильности ритмики. Время цветения большинства экземпляров *U. americana* из просмотренных мной гербарных образцов приходится на март—апрель, но из южных районов США (штат Луизиана) есть образцы, цветущие уже в январе.

У вечнозеленых и полулистопадных видов лабильность ритмики выражена более резко: *U. mexicana* в низкогорной зоне цветет в ноябре—декабре, а на высотах 1300—1800 м — в феврале—марте. По литературным данным (Melville a. Heybroek, 1970), *U. lanceifolia* в тропических широтах Юго-Восточной Азии на низменностях или в низкогорьях — вечнозеленое растение, цветущее весной, в феврале—марте. Этот же вид севернее 25° с. ш. или на бóльших высотах листопаден и цветет в октябре—ноябре. Теоретически возможны сдвиги ритмики и у полулистопадного *U. crassifolia*: в более мягком климате — переход к вечнозелености и зацветание весной, сразу же после формирования соцветий, в более суровом климате вероятна задержка осеннего цветения и «перенос» его на весну следующего года, как это характерно для всех неморальных видов *Ulmus*.

В масштабах геологического времени неоднократно могло возникнуть сочетание условий среды, способствующее переходу к осеннему цветению *U. americana* или к весеннему у *U. crassifolia*. Иначе говоря, предположение о возможности совпадения времени цветения этих видов не так уж невероятно, если учитывать фактор времени, изменчивость условий среды, высокую адаптивность видов и древность предполагаемых родительских форм. Помимо рассмотренной пары видов такой же суммарный состав флавоноидов даст сочетание *U. crassifolia* и *U. parvifolia* или *U. thomasii*.

Наиболее вероятными родительскими формами *U. serotina* (учитывая не только состав флавоноидов, но и совокупность других признаков) из современных видов можно считать *U. crassifolia* и с меньшим основанием *U. thomasii* или *U. americana*.

Качественный состав флавоноидов другого предполагаемого гибридного вида — *U. thomasii* — близок к сумме флавоноидов *U. americana* и *U. alata* или *U. americana* и *U. rubra*, *U. serotina* и *U. rubra* или *U. alata* и *U. rubra*. Из всех возможных вариантов нам кажутся наиболее предпочтительными в качестве родительских форм *U. thomasii* виды *U. americana* и *U. alata*, тем более что этому не противоречат данные морфологии и географического рапространения.

Трудно ожидать, чтобы качественный состав флавоноидов «установившегося» гибридного вида, имеющего довольно обширный ареал, в точности соответствовал сумме наборов предполагаемых родительских форм, но тот факт, что находится несколько пар видов, сумма флавоноидов которых близка к флавоноидному составу предполагаемого гибрида, хотя бы косвенно подтверждает его гибридогенность (предположению о его примитивности не соответствуют другие данные).

В отличие от рассмотренных видов, состав флавоноидов *U. crassifolia* не ведет к поиску предковых форм. Из числа исследованных *Ulmus* нет ни одной пары видов, сумма флавоноидов которой могла бы быть аналогична его флавоноидному составу. По флавоноидам он наиболее близок к представителям секции *Chaetoptelea*, причем к *U. mexicana* в меньшей степени, чем к гималайскому *U. villosa*, и резко отличается от секции *Microptelea*, куда его помещают. С ее представителем *U. parvifolia* он вообще не имеет одинаковых гликозидов кверцетина. Из американских видов наиболее близки к нему по составу флавоноидов *U. alata* и *U. serotina*, возможно, что оба этих вида и есть его производные.

Исходя из сопоставления флавоноидов *U. crassifolia* с другими видами *Ulmus*, можно предположить, что его высокий флавоноидный показатель и большое число флавоноидов могут быть связаны с древней гибридизацией. Меньше оснований считать обилие флавоноидов примитивным

признаком, сохранившимся у него вследствие мозаичной эволюции. *U. crassifolia*, обладая рядом межсекционных признаков, высокоспециализированный, своеобразный, четко отграниченный от других секций древний вид. Мы полагаем, что его обособление произошло, вероятно, не ранее палеоцена. Отпечатки плодов из среднеэоценовой флоры Центральной Сьерры-Невады (Chalk Bluff flora) подобны плодам *U. crassifolia*. Мак-Гинити (MacGinitie, 1941) включил их в описанный им *Chaetoptelea pseudo-fulva*, который считает аналогом современного *Chaetoptelea mexicana*=*Ulmus mexicana*). С последним нельзя согласиться, изображенные им на табл. 24 (рис. 4—7) плоды этого растения имеют иную общую форму и гораздо меньшую величину отношения длины к ширине, чем у *U. mexicana*, они крылаты и одно из крыльев несколько редуцировано (рис. 7), как это бывает у *U. crassifolia*. Что же касается найденных в этой флоре отпечатков листьев (табл. 14, рис. 8—10), то они принадлежат к другому виду, скорее всего к аналогу *U. americana*.

Отпечатки плодов из среднего эоцена, найденные в штате Вайоминг (Berry, 1930) и описанные как *Carpites newberryanus* Knowlton (табл. 4, рис. 2), тоже сходны с плодами *U. crassifolia*. Аналоги этого вида были распространены и в миоценовых флорах; в верхнемиоценовой флоре штата Вашингтон (Latah flora) им является отпечаток плода, сравниваемый Берри с современным *U. americana* (Berry, 1929, табл. 64, рис. 3), которому соответствует лишь плод, изображенный на рис. 4.

В верхнемиоценовой флоре Небраски (Kilgore flora) отпечатки листа (табл. 10, рис. 4) и плодов (табл. 4, рис. 4, 5) более похожи на современный *U. crassifolia*, чем на *U. americana*, с которым их сравнивает автор (MacGinitie, 1962), последнему виду аналогичен другой отпечаток листа (табл. 4, рис. 1). Аналогом *U. crassifolia* Дорф считает *U. moorei* из верхнетретичной флоры юго-западного Айдахо (Dorf, 1936).

Таким образом, *U. crassifolia*, по-видимому, был широко распространен в третичных флорах запада Северной Америки. Компоненты эоценовых флор, в которых найден его аналог, неодинаковы по происхождению и представлены как чисто американскими тропическими и умеренными видами, так и видами, характерными для Старого Света (MacGinitie, 1941).

Вполне возможно, что *U. crassifolia* возник гибридогенно в начале палеогена и что в его предковых формах могли сочетаться виды Нового и Старого Света, как известно, значительно более широко распространенные на земном шаре в третичное время. Это предположение объяснит близость его к секции *Microptelea*, распространенной в настоящее время лишь в Юго-Восточной Азии, к американо-гималайской секции *Chaetoptelea* и европейско-американской *Blepharocarpus*.

Своеобразие *U. crassifolia* дает основание выделить его в самостоятельную секцию.

### Секция *Anisoptelea* Grudz.

Flores fasciculati, in numero 3—5 (7); perianthium ad basin in 6—8 lobis angustis dissectum; samarae pubescentes, ciliatae; alae parum evolutae, saepe interruptae; folia parva (3—5 cm lg.), nervis lateralibus 7—12 paribus.

## Выводы

1. Морфологические признаки, характер распространения и флавоноидный состав самобытных американских видов *Ulmus thomasii* и *U. serotina* дают основание для утверждения, что они возникли в результате гибридизационных процессов на базе американских предковых форм и являются межсекционными гибридогенными видами.

2. Ксероморфный мелколистный американский вид *U. crassifolia* также, вероятно, возник в результате гибридизации, но гораздо более древней. Его предковые формы — американо-евроазиатские виды. *U. crassifolia*, как и представители секции *Chaetoptelea*, — дериват мадротре-

тичных флор. Древность, изолированность и своеобразие морфологических признаков этого вида дают основание для выделения его в самостоятельную секцию *Anisoptelea* Grudz.

3. Происхождение и развитие американских представителей секции *Ulmus* (*U. rubra*) и *Blepharocarpus* (*U. americana*) тесно связаны с развитием евроазиатских *Ulmus*, и те и другие — неморальные виды, дериваты ископаемых листопадных флор, широко распространенных в третичное время в западной части Северной Америки и в Евразии.

4. Флавоноидный показатель не дал четких корреляций с эволюционной подвинутостью видов рода *Ulmus* в связи со спецификой развития и большим значением гибридизационных процессов в эволюции рода. Сложение флавоноидов родительских форм у гибридных видов нарушает ожидаемое обеднение таксонов флавоноидами, происходящее в процессе дивергентной эволюции.

## ЛИТЕРАТУРА

Грудзинская И. А. (1974). О систематическом положении и ареале секции *Chaetoptelea* рода *Ulmus*. Бот. ж., 59, 1. — Грудзинская И. А., О. И. Захарьева. (1967). О диагностическом значении цитологических признаков в таксономи некоторых древесных (на примере рода *Ulmus*). Бот. ж., 52, 5. — Цвелев Н. Н. (1974). О возможности деспециализации путем гибридогенеза на примере трибы *Triticeae* семейства злаков (*Poaceae*). — Bate-Smith E. C., R. H. Richens. (1973). Flavonoid chemistry and taxonomy in *Ulmus*. Biochemical systematics, 1. — Berry E. W. (1929). A revision of the flora of the Latah formation. U. S. geol. Survey, Professional Paper, 154-H. — Berry E. W. (1930). A Flora of Green River age in the Wind River Basin of Wyoming. — Betts H. S. (1945). Elm (*Ulmus* species). Forest service U. S. Dep. Agricult. — Dorf E. (1936). A late tertiare flora from Southwestern Idaho. Contrib. palaeontology II, Carnegie Inst. publ., 476. — Ellias Th. S. (1970). The genera of *Ulmaceae* in the southeastern United States. J. Arn. Arb. 51, 1. — Johnson L. P. V. (1946). Fertilization in *Ulmus* with special reference to hybridization procedure. Canad. J. research, 24, sec. C, 1. — MacGinitie H. D. (1941). A Middle Eocene Flora from the central Sierra Nevada. Carnegie Inst. publ., 534. — MacGinitie H. D. (1962). The Kilgore Flora from Nebraska. Univ. Calif. publ., 35. 2. — Melville R., H. M. Heybroek. (1970). Elms of the Himalaya. Kew Bull., 26, 1. — Muller C. H. (1936). New and noteworthy trees in Texas and Mexico. Bull. Torrey Bot. Club, 63, 3. — Muller C. H. (1937). Studies in Mexican and central american plants. Amer Midland Nat., 18, 4. — Muller C. H. (1942). Notes on the american Flora. Amer. Midland Nat., 27, 2. — Rehder A. (1949). Manual of cultivated trees and shrubs. — Santamour F. S. (1972). Flavonoid distribution in *Ulmus*. Bull. Torrey Bot. Club, 99, 3. — Sargent Ch. S. (1899). New or little known North American trees. Bot. Gaz., XXVII, 2. — Schneider C. (1916). Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Ulmus*. Österr. bot. Zeitschr., 66, 1/2. — Standley P. C. (1940). Studies of American Plants. Publ. Field. Mus.Nat. Hist. Bot. Ser., 22.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 14 VIII 1974.

---

## SUMMARY

On the basis of the analysis of morphological characters, areas and flavonoid composition of american species of *Ulmus* a group of peculiar hybridogenic species (*U. thomasii*, *U. serotina*, *U. crassifolia*) has been distinguished. *U. thomasii* and *U. serotina* are supposed to have originated through hybridization of american ancester forms, whereas *U. crassifolia* — as a result of ancient hybridization of american-euroasiatic species. This species is isolated into a new section *Anisoptelea* Grudz.

The «flavonoid score» (Bate-Smith, Richens, 1973) adopted for determinig the degree of evolutionary advancement of taxa, does not provide the desirable results in *Ulmus* because of the specificity of development and the great significance of hybridization processes in the evolution of the genus. In *Ulmus* impoverishment of flavonoid constituents with evolutionary advancement and dispersal is disguised by hybridization processes, because hybrid forms acquire a summary set of flavonoids from parental forms.

УДК 576.72 : 581.43 : 582.5,9

Н. В. Воронкина

# ГИСТОГЕНЕЗ В АПЕКСАХ КОРНЕЙ ПОКРЫТОСЕМЯННЫХ РАСТЕНИЙ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЕГО ЭВОЛЮЦИИ

N. V. VORONKINA. HISTOGENESIS IN ROOT APICES OF ANGIOSPERMOUS PLANTS AND POSSIBLE WAYS OF ITS EVOLUTION

**На основании исследования гистогенеза в апексе корня у 76 видов покрытосемянных растений (37 двудольных и 39 однодольных) и обзора литературных данных предложена типология строения апикальных меристем корня. В основу положены типы, выделенные Кроллем (Kroll, 1912), Шюеппом (Schüepp, 1926) и Гуттенбергом (Guttenberg, 1960). Показаны вероятные пути эволюции апекса корня. Главное внимание уделялось прослеживанию связей дерматогена с соседними гистогенами, поскольку характер этих взаимоотношений составляет главное различие между апексами корня однодольных и двудольных.**

Строение апикальных меристем корня начало привлекать внимание анатомов со второй половины прошлого столетия. В центре внимания исследователей было выявление в меристеме инициальных слоев (гистогенов) различных тканей корня и прослеживание генетических связей между ними. Важное филогенетическое значение имеет установленное различие в характере гистогенеза в корнях голосемянных двудольных и однодольных растений.

Особенно существенное отличие обнаружено в локализации инициальных клеток дерматогена и в его генетических связях с другими гистогенами.

Впервые на различие генетических связей дерматогена с другими зародышевыми слоями в меристеме у однодольных и двудольных указали Негели и Лейтгеб (Nägeli, Leitgeb, 1868) при описании формирования корневого чехлика у *Limnanthemum* и *Oryza sativa*. Они отметили, что у *Limnanthemum*, клетки эпидермиса (точнее говоря — дерматогена), расположенные в апексе корня, сначала делятся тангентальными перегородками, и самые внешние дочерние клетки становятся клетками корневого чехлика. Таким образом была установлена генетическая связь между чехликом и эпидермисом и отмечено, что у вышеназванного двудольного растения корневой чехлик образуется иначе, чем у исследованного ими однодольного растения *Oryza sativa*, у которого связи между дерматогеном и чехликом нет.

О том, что генетическая связь между чехликом и эпидермисом у однодольных и двудольных различна, свидетельствуют рисунки, выполненные Ганштейном (Hanstein, 1870).

Генетические связи дерматогена с другими гистогенами рассматривались также в работах ученика Ганштейна Рейнке (Reinke, 1871) применительно к выросшим корням ряда родов покрытосемянных, а также Хегельмайера (Hegelmaier, 1874), изучавшего развитие проростков однодольных растений (*Sparganium ramosum*, *Triticum vulgare*, *Pistia* sp., *Canna indica*).

Янчевский (Janczewski, 1874), Эриксон (Eriksson, 1878) и Трейб (Treub, 1876) впервые выделили типы строения апикальных меристем

корня. Однако особое внимание на связь дерматогена с калиптрогеном у двудольных и с периблемой у однодольных обратили Флао (Flahault, 1878), Швенденер (Schwendener, 1882) и Ван Тигем и Дульо (Van Tieghem, Douliot, 1888). Ван Тигем и Дульо предложили называть апикальные меристемы корней однодольных — лиоризными (гладкими), а двудольных — климакоризными (ступенчатыми).

Таким образом, уже в работах анатомов прошлого столетия с достаточной достоверностью были прослежены различные генетические связи дерматогена у однодольных и двудольных на большом числе видов покрытосемянных растений и сделана попытка уловить эволюционное значение выделенных типов. Некоторые исследователи полагали, что типы с общими инициалями более примитивны, ближе к голосемянным, а следовательно, эволюция, по-видимому, шла в направлении дифференциации независимых слоев инициальных клеток. Габерландт (Haberlandt, 1924), наоборот, считал, что эволюция шла от раздельных инициалей к их общей зоне, благодаря чему формируется органическое соединение между ними.

Уже в работах анатомов того времени было показано изменение строения корня в онтогенозе, что снижало значение установленных типов гистогенеза для филогенетических построений. Вследствие этого интерес к изучению апикальных меристем корня значительно понизился, и в этой области сравнительной анатомии на некоторое время воцарилось затишье. Оно было прервано работой Кролля (1912), который попытался вновь использовать большой накопившийся материал для целей систематики и филогении.

С этой работы Кролля, а также с исследований Тигса (Tiegs, 1913) и Раббаса (Rabbas, 1913, — цит. по: Haberlandt, 1924), начался второй период изучения апикальных меристем корней.

Несколько позднее появился ряд интереснейших работ Гуттенберга и его учеников. Результаты этих исследований обобщены в Handbuch der Pflanzenanatomie (Guttenberg von, 1960, 1968). Было выяснено, что при развитии зародышевого корня у однодольных растений *Carex arenaria*, *Galtonia candicans*, *Allium giganteum*, *Arum maculatum* и у двудольного растения *Nuphar luteum* при делении клеток первичного дерматогена формируется калиптроген — меристема чехлика. Дерматоген корня имеет общее происхождение с периблемой или независим в своем происхождении. Исследования анатомического строения апекса корня других представителей *Nymphaeales* (Воронкина, 1974) подтвердили эти данные Гуттенберга.

Нельзя не отметить еще одно направление в изучении апикальных меристем корней, значительно усовершенствовавшее гистогенетический анализ. Оно связано с работами Вагнера (Wagner, 1939), Шюеппа (1917, 1926, 1966), Клауса (Clowes, 1958, 1959), Иванова (1970), Балодиса, Иванова (1970). Основное внимание исследователей здесь направлено на изучение механизма роста корней. В этой связи необходимо упомянуть теорию тела-колпачка (Körper-Käppe), предложенную Шюеппом в 1917 году. Согласно этой теории граница между телом корня и колпачком определяется характером деления рядов клеток, выходящих из цитогенетического центра (в теле корня число рядов увеличивается по мере удаления от инициальных клеток, в колпачке же образование рядов происходит более энергично у зоны инициальных клеток, о чем можно судить по числу и направлению «Т-стенок»).

Интересные сравнительно-анатомические данные по корневым меристемам содержатся в работах индийских ботаников С. К. Пиллаи и А. Пиллаи (Pillai, Pillai, 1961а, б, в, г, д; Pillai S. K., 1963; Pillai S. K. и др., 1965а, б; Pillai S. K., K. Sukumaran, 1969) и Деспанде (Deshpande, 1960, 1961). Они берут для исследования довольно большое количество объектов, принадлежащих к той или иной систематической группе, и на основании структурной организации апексов их корней делают выводы о филогенетических связях в пределах этой систематической группы. Особый интерес представляют исследования Пиллаи и Пиллаи (1961б), посвя-

ТАБЛИЦА 1

Список исследованных объектов

| Порядок | Семейство | Род и вид |
|---|---|---|
| *Magnoliales* Hutchinson, 1926 | *Magnoliaceae* A. L. de Jussieu, 1789 | *Magnolia coco*, *M. delavayi*, *M. soulangeana*, *M. grandiflora*, *Michelia figo*, *Liriodendron tulipifera* |
| | *Eupomatiaceae* Endlicher, 1841 | *Eupomatia laurina* |
| | *Annonaceae* A. L. de Jussieu, 1789 | *Annona muricata*, *A. cherimolia*, *A. reticulata*, *Polyalthia longifolia*, *P. litoralis* |
| | *Winteraceae* Lindley, 1830 | *Drimys winteri* |
| *Laurales* Lindley, 1833 | *Chloranthaceae* R. Brown ex Lindley, 1821 | *Chloranthus spicatus* |
| | *Calycanthaceae* Lindley, 1819 | *Calycanthus occidentalis*, *Calycanthus fertilis* |
| | *Lauraceae* A. L. de Jussieu, 1789 | *Laurus nobilis* |
| *Piperales* Lindley, 1833 | *Piperaceae* C. A. Agardh, 1825 | *Piper nigrum*, *Peperomia glabella* |
| *Nymphaeales* J. Schaffner, 1929 | *Nymphaeaceae* Salisbury, 1805 | *Nymphaea zanzibarensis*, *N. coerulea*, *N. candida*, *Euryale ferox*, *Victoria cruziana* |
| | *Nupharaceae* Nakai, 1943 | *Nuphar luteum* |
| | *Barclayaceae*, Koso-Poljansky, 1922 | *Barklaya longifolia* |
| | *Cabombaceae* A. Richard, 1828 | *Cabomba* sp. |
| *Nelumbonales* Nakai, 1952 | *Nelumbonaceae* Dumortier, 1829 | *Nelumbo nucifera* |
| *Illiciales* Hu, 1950 | *Illiciaceae* Van Tieghem, 1900 | *Illicium anisatum*, *Schisandra chinensis* |
| *Trochodendrales* Hu, 1950 | *Trochodendraceae* Prantl, 1888 | *Trochodendron aralioides* |
| *Cercidiphyllales* Hu, 1950 | *Cercidiphyllaceae* Van Tieghem, 1900 | *Cercidiphyllum magnificum* |
| *Eupteleales* Hu, 1950 | *Eupteleaceae* Van Tieghem, 1900 | *Euptelea polyandra* |
| *Hamamelidales* Wettstein, 1907 | *Hamamelidaceae* R. Brown, 1818 | *Exbucklandia populnea* |
| *Paeoniales* Nakai, 1949 | *Paeoniaceae* Rudolphi, 1830 | *Paeonia lactiflora*, *P. tenuifolia* |
| *Araliales* Hutchinson, 1946 | *Araliaceae* A. L. de Jussieu, 1789 | *Panax ginseng* |
| *Alismales* Lindley, 1833 | *Butomaceae* L. C. Richard, 1815 | *Butomus umbellatus* |
| | *Alismaceae* Ventenat, 1799 | *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia* |
| *Hydrocharitales* Lindley, 1833 | *Hydrocharitaceae* A. L. de Jussieu, 1789 | *Hydrocharis morsus-ranae*, *Elodea canadensis*. |
| *Arales* Lindley, 1833 | *Araceae* A. L. de Jussieu, 1789 | *Aglaonema modestum*, *Anthurium crassinervium*, *Arum hybridum*, *Calla palustris*, *Lasia aculeata* *Monstera deliciosa*, *Philodendron* sp., *Pistia stratiotes*, *Scindapsus aureus*, *Syngonium hastifolium*. |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Порядок | Семейство | Род и вид |
|---|---|---|
| *Pandanales* Lindley, 1833 | *Pandanaceae* R. Brown, 1810 | *Pandanus gracilis* |
| | *Typhaceae* A. L. de Jussieu, 1789 | *Typha latifolia* |
| *Arecales* Nakai, 1930 | *Arecaceae* C. H. Schultz-Schultzenstein, 1832 | *Archontophoenix cunninghamii*, *Areca catechu*, *Attalea spectabilis*, *Arenga obtusifolia*, *Caryota urens*, *Chamaedorea concolor*, *Chrysalidocarpus lutescens*, *Copernicia cerifera*, *Corypha umbraculifera*, *Drymophloeus beguinii*, *Erythea armata*, *Gaussia attenuata*, *Hydriastele wendlandiana*, *Livistona chinensis*, *L. subglobosa*, *Phoenix canariensis*, *Ph. dactilifera*, *Pritchardia pacifica*, *Rotang* sp., *Sabal bermudana*, *Thrinax radiata*, *Zalacca edulis* |

Примечание. Названия родов и видов приведены по «Index Kewensis» и по изданию «Тропические и субтропические растения в оранжереях Ботанического института Академии наук СССР».

щенные пальмам. Эти исследователи обнаружили у пальмы *Pritchardia pacifica* в апексе корня дермокалиптроген.

Наличие дермокалиптрогена, т. е. гистогена, формирующего чехлик и ризодермис, до сих пор было известно только для двудольных растений. У однодольных дерматоген независим в своем происхождении от калиптрогена и возникает большей частью от инициалей, общих с корой.

Именно установление различия в генезисе дерматогена у однодольных и двудольных, а также его отсутствия у голосеменных имеет важное филогенетическое значение. Вместе с тем изучение варьирования основного типа гистогенеза в пределах той или иной группы растений, обнаружение отклонений от типа и тем более обнаружение в одной группе растений типа гистогенеза, свойственного другой группе, послужило бы выявлению переходных форм и установлению родственных связей между различными группами растений. Особенно важным в этой связи представляется изучение генетических связей дерматогена в апикальных меристемах корня у представителей разных таксонов, что и составляет задачу настоящей работы.

Необычное строение апекса корня *Pritchardia pacifica*, а также указанное Гуттенбергом и Мюллером-Шрэдером (Guttenberg von, Müller-Schröder, 1958) отклонение в строении апекса корня *Nuphar luteum* равно как и утверждение Н. С. Воронина (1964) о сходстве анатомического строения апекса корня магнолии крупноцветковой с некоторыми цикадовыми, подсказали нам необходимость более подробного исследования представителей порядков *Magnoliales*, *Nymphaeales* и *Arecales*. Вместе с тем интерес, проявляемый в эволюционной морфологии к представителям порядка *Trochodendrales* (Первухина, 1970), побудили нас расширить круг объектов. В таком расширенном виде список исследованных объектов включает 76 видов (табл. 1).

## Материал и методика

Бо́льшая часть материала для исследования была собрана в оранжереях Ботанического института АН СССР; за большую помощь и полезные практические советы приношу большую благодарность С. С. Морщихиной, Р. А. Удаловой, Н. Н. Арнаутову, В. И. Галаховой, Н. Г. Касат-

киной, В. Г. Храброву и О. В. Зайцеву. Недостающий материал был собран в парке совхоза «Южные культуры», в Ботаническом саду города Батуми, в окрестностях Ленинграда и Калуги.

Были исследованы главным образом растущие окончания корней взрослых растений. Собранный материал был обработан по общепринятой методике. В качестве фиксаторов применялась смесь Навашина или FAA. Препараты были окрашены гематоксилином по Гайденгайну с последующим подкрашиванием альциановым голубым по Бенешу (Beneš, 1968). Часть препаратов была покрашена процноновыми красителями по методике, предложенной В. Б. Ивановым и Т. К. Литинской (1967). Схемы изготавливались так же, как при исследовании апексов корней *Gnetales* (Воронин и др., 1973).

## Результаты исследования

В связи с тем что анатомическое строение апекса корня многих приведенных в нашем списке растений сходно, в статье приводится описание гистогенеза корня лишь для нескольких объектов, которые могут служить примером выявленных вариантов строения апекса.

У *Annona cherimolia* (сем. *Annonaceae*) плерома, периблема и дермокалиптроген обособляются на некотором расстоянии от общей достаточно обширной зоны инициальных клеток, делящихся в разных направлениях. Апекс корня построен по климакоризному типу, так как имеется дермокалиптроген. При тангентальном делении его клеток внешняя становится клеткой корневого чехлика, внутренняя же остается клеткой дерматогена и дальше делится антиклинально (рис. 1, *1*. *2*). Поскольку такие деления периодически повторяются, протодерма образует своего рода ступеньки, обращенные в сторону чехлика.

Клетки плеромы, возникнув из общего образовательного центра, рано обособляются от окружающих их клеток коры благодаря тому, что они очень рано начинают вытягиваться, при этом их способность к делению сохраняется. Они делятся преимущественно поперек оси корня, способствуя тем самым росту корня в длину. Деления, параллельные оси, встречаются чаще вблизи зоны инициальных клеток. В результате плерома расширяется. Такие деления встречаются и выше и происходят по типу обращенного Т (*2*).

Клетки, образующие периблему, в своем гистогенезе также связаны с общей инициальной зоной. Т-деления, происходящие там, тоже имеют вид обращенного Т, т. е. «Körper»-Т (Schüepp, 1917) и способствуют расширению коры. Клетки коры располагаются неупорядоченными рядами. На некотором расстоянии от зоны инициалей в коре заметны лизигенные пространства, возникающие при разрушении 1—2 клеток.

Чехлик апекса корня аноны состоит как бы из двух частей — колумеллы и периферической части. Последняя является главным образом продуктом деятельности дермокалиптрогена, тогда как колумелла происходит из общего образовательного центра. Рост обеих частей корневого чехлика происходит согласованно. Ряды колумеллы хорошо выражены вблизи зоны инициальных клеток, в дистальной же части она расширяется благодаря Т-делениям, характерным для чехлика (прямое Т) (*2*), таким образом, между колумеллой и периферической частью чехлика наблюдается плавный переход. Самый внешний слой чехлика слущивается и заменяется новым, нарастающим изнутри. По такому типу построены апексы корней большинства исследованных нами растений из порядков *Magnoliales*, *Laurales*, *Piperales*, *Illiciales*, *Cercidiphyllales*, *Eupteleales*, *Hamamelidales* и *Paeoniales*.

Несколько иначе построен апекс корня у *Polyalthia longifolia* (сем. *Annonaceae*) (*3*,*4*) и *Liriodendron tulipifera* (сем. *Magnoliaceae*). Дерматогена как генетически непрерывного слоя нет (*3*).

В апексе корня, так же как у *Annona*, имеется общая инициальная зона для всех гистогенов. Ряды клеток плеромы и периблемы переходят в чех-

лик. Таким образом, у *Polyalthia longifolia* и *Liriodendron tulipifera* четкой границы между первичной корой и чехликом нет. В чехлике выражена колумелла. Следует подчеркнуть довольно беспорядочный характер клеточных делений в плероме, периблеме и чехлике. У бокового корня, только что вышедшего из тканей материнского корня, структура такая же, как и у взрослого корня.

Сходным образом построен и апекс корня *Nelumbo nucifera*; также имеется общий образовательный центр (*5*,*6*). Дерматоген отсутствует, и граница между периблемой и чехликом выражена неотчетливо, ее можно только угадывать, руководствуясь принципом «тела—колпачка» (Schüepp, 1917) (*5*, *6*). Однако понятия «тело корня» и «колпачок» не всегда совпадают с классической теорией гистогенов Ганштейна (Clowes, 1950). Поэтому проводить границу между «телом корня» и чехликом, руководствуясь ими, вряд ли правильно.

Эпидермальный слой ничем не отличается от соседних слоев клеток. Он не развивает корневых волосков, слущивается по мере роста и заменяется новым, нарастающим изнутри. На поверхность клеток выделяется много полисахаридной слизи, о чем свидетельствует интенсивная голубая окраска альциановым голубым.

Вероятно, в прямой связи с отсутствием корневых волосков стоит образование в перицикле множества боковых корней довольно близко от кончика корня. Такая же картина была отмечена у нимфейных растений (Воронкина, 1974). И так же, как у нимфейных, проходят начальные стадии развития боковых корней. Можно думать, что образованием большого количества боковых корней достигается увеличение всасывающей поверхности корневой системы в целом. Расположение и деление клеток в апексе корня *Nelumbo nucifera* более упорядоченное, чем у *Polyalthia longifolia*. По-видимому, это характерно для растений с водным образом жизни, так же как и наличие большого количества межклетников в коре, отчего последняя на поперечном срезе напоминает очень правильно сплетенные кружева.

В апексе корня *Butomus umbellatus*, *Alisma plantago-aquatica* (пор. *Alismales*) имеются три инициальные зоны: инициали плеромы, инициали чехлика и общие инициали периблемы и дерматогена (*7*,*8*). Границы между всеми гистогенами выражены достаточно отчетливо. Но дерматоген у представителей порядка *Alismales* дифференцирован очень слабо. Трихобластов и атрихобластов нет. Корневые волоски не образуются, что, вероятно, также компенсируется образованием большого количества боковых корней.

В периблеме деление клеток происходит очень упорядоченно, в результате формируются хорошо прослеживаемые ряды клеток коры (*7*, *8*). Уже вблизи инициалей заметны возникающие схизогенно воздушные полости. Чехлик возобновляется от калиптрогена. Аналогично возобновляется чехлик и у лилейных. Подобное строение наблюдается в апексе корня *Typha latifolia*, *Calla palustris*, тонкого корня *Lasia aculeata* и *Sagittaria sagittifolia*. В апексе толстого корня *Sagittaria sagittifolia* присутствуют собственные инициали дерматогена. Толстый корень *Lasia aculeata* построен по такому же плану, как придаточный корень *Elodea canadensis*.

*Elodea canadensis* (*9*, *10*). Дерматоген обособляется на близком расстоянии от общей зоны инициальных клеток. Он интенсивно делится только антиклинально, благодаря чему хорошо отличается от соседних гистогенов. Таким образом, лиоризия в апексе корня элодеи выражена достаточно отчетливо. В протодерме, сформированной из дерматогена, хорошо различимы короткие клетки с густой цитоплазмой — трихобласты и более удлиненные — атрихобласты (11); однако корневые волоски не развиваются.

В зоне инициальных клеток нет четкого разграничения инициалей отдельных гистогенов. Следовательно, можно предположить наличие общего образовательного центра. Особенно отчетливо выявляется общность инициальных клеток плеромы и колумеллы. В плероме происходят преиму-

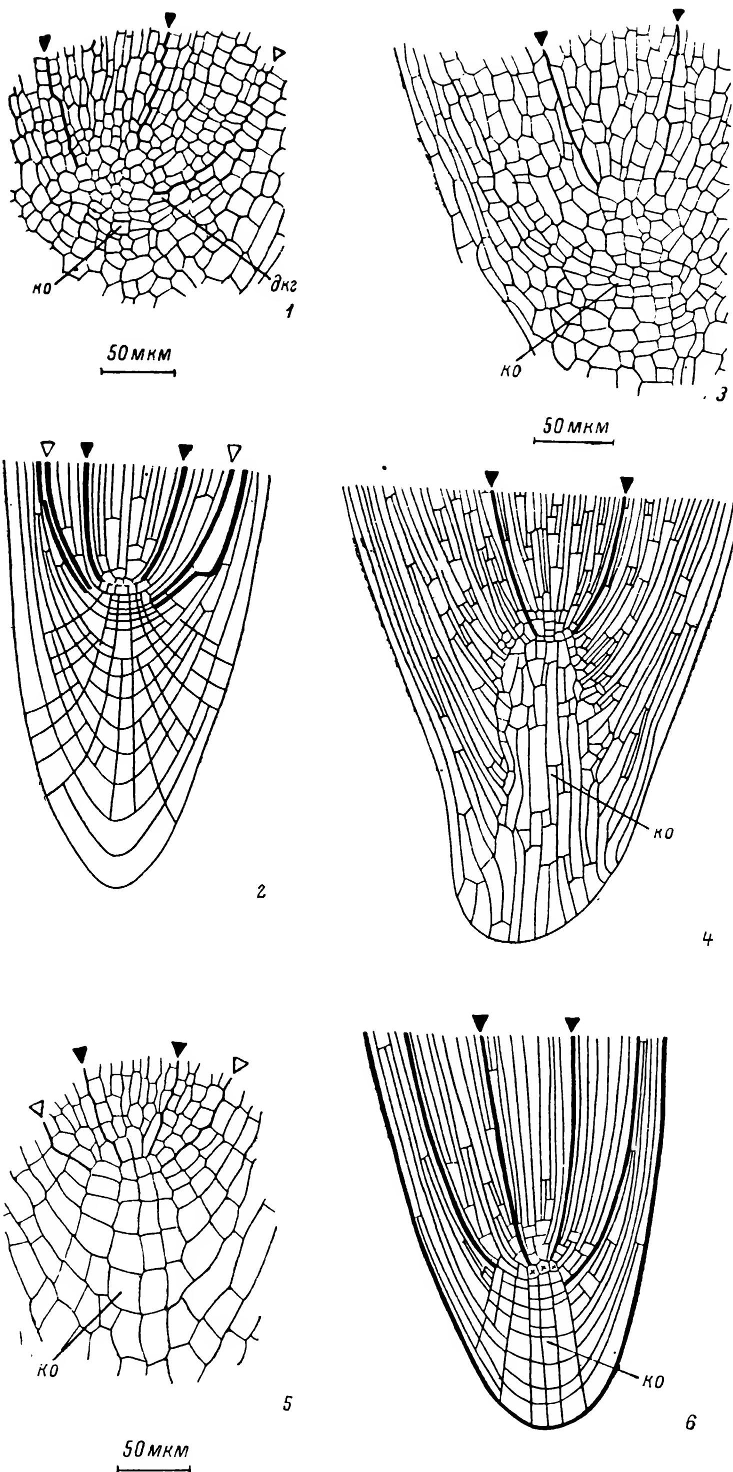
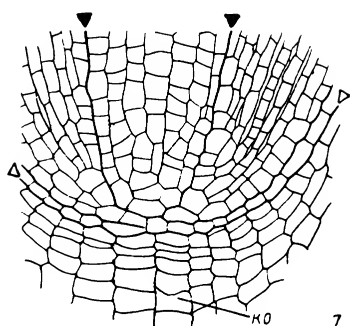
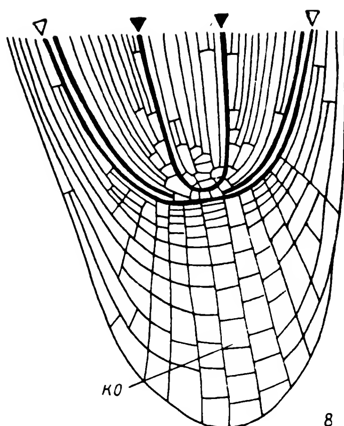


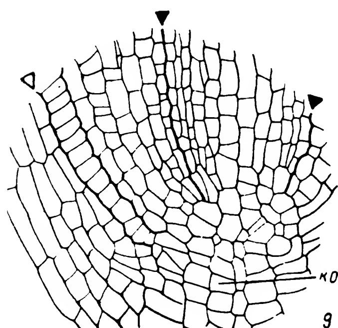

**Рис. 1. Зарисовки и схемы анатомического строения апекса корня некоторых покрытосемянных растений.**

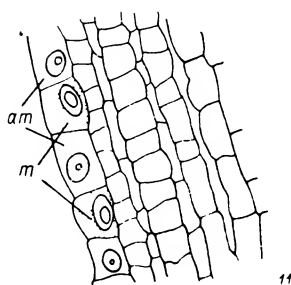
*Черные стрелки* сверху показывают границы стелы и коры; *белые стрелки* — границы между чехликом и корой. *Толстыми линиями* показаны границы гистогенов. Д — дерматоген корня. *ат* — атрихобласты, *т* — трихобласты, *дкг* — дермокалиптроген, *ко* — колумелла чехлика, *к* — кармашек, см — схизогенные межклетники.

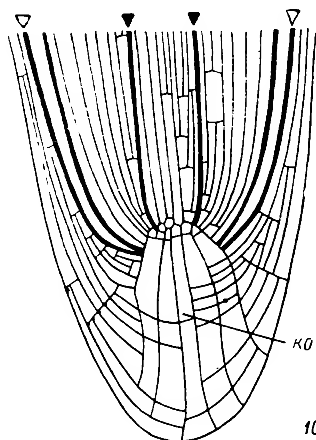
*1* — *Annona cherimolia*; *2* — то же (схема); *3* — *Polyalthia longifolia*; *4* — то же (схема); *5* — *Nelumbo nucifera*; *6* — то же (схема);

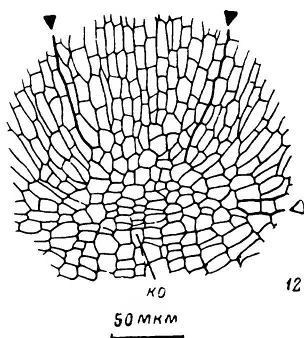


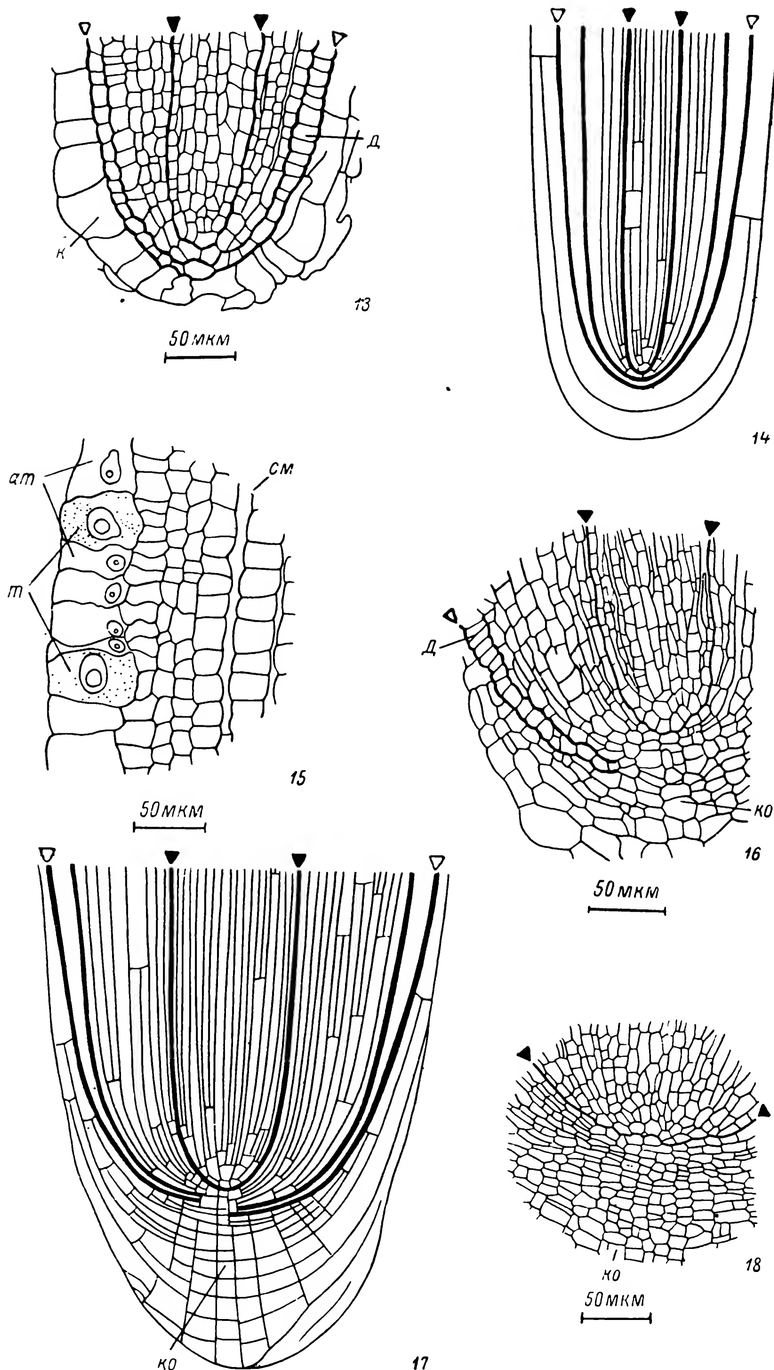



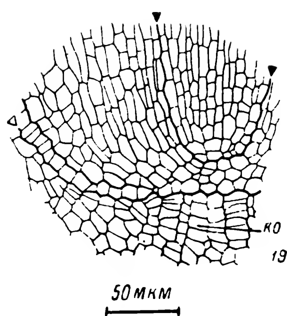



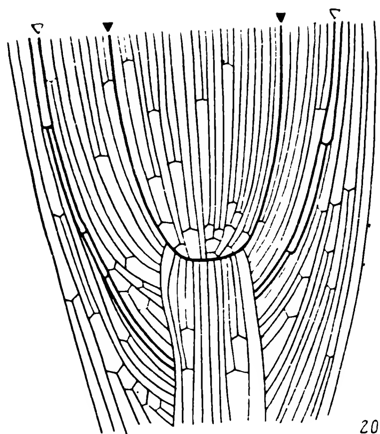



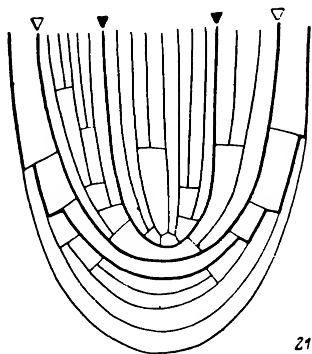

*7* — ***Butomus umbellatus***; *8* — то же (схема); *9* — ***Elodea canadensis***; *10* — то же (схема); *11* — фрагмент ризодермы корня ***Elodea*** с примыкающими тканями; *12* — ***Hydriastele wendlandiana***;

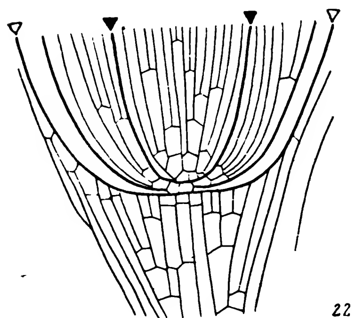


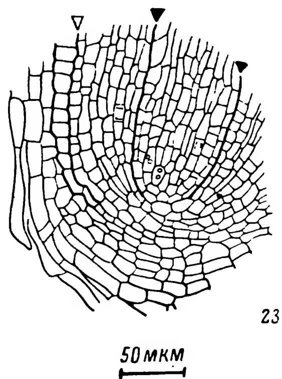

*13* — *Hydrocharis morsus-ranae*; *14* — то же (схема); *15* — фрагмент ризодермы корня *Hydrocharis* с прилегающей корой; *16* — *Pandanus gracilis*; *17* — то же (схема); *18* — *Livistona chinensis*;

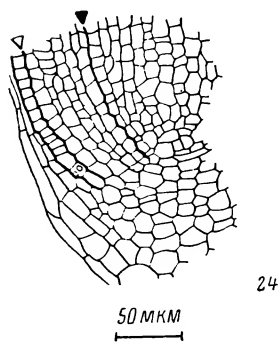



*19* — *Areca catechu*; *20* — *Fagus sylvatica* (по Clowes, 1961); *21* — *Brassica nigra* (по рис. P̄íllai S. K., 1965a); *22* — *Triticum vulgare* (по рис. Schade, H. von Guttenberg, 1951); *23* — *Trochodendron aralioides*, *24* — *Panax ginseng*.

щественно поперечные деления. Но время от времени клетки делятся продольно, благодаря чему плерома расширяется. Таких делений не много и расширение плеромы незначительно. Периблема происходит также из общего образовательного центра. Ряды ее клеток удваиваются также в результате Т-делений, свойственных корпусу корня.

Периферическая часть чехлика образуется в результате делений клеток калиптрогена, обособленного от дерматогена. В чехлике деления происходят таким образом, что количество рядов его клеток увеличивается по направлению к кончику корня (Т-деления, свойственные чехлику). В целом расположение клеток в апексе корня *Elodea canadensis* очень упорядоченное.

По типу, описанному для *Elodea*, построены апикальные меристемы толстых корней следующих пальм: *Zalacca edulis*, *Hydriastele wendlandiana*, *Caryota urens*, *Phoenix canariensis*, *Gaussia attenuata*, *Arenga obtusifolia*, *Erytea armata*. Из исследованных нами ароидных такое же строение апекса корня у *Philodendron* sp., *Scindapsus aureus* и *Monstera deliciosa*

В апексе корня пальм есть свои характерные особенности, выражающиеся в меньшей упорядоченности расположения клеток, в своеобразии клеток протодермы и дифференцирующейся из нее ризодермы. Клетки протодермы очень энергично делятся, когда находятся под «прикрытием» клеток корневого чехлика. Выходя на поверхность корня, они начинают растягиваться и приобретают своеобразную форму, не свойственную покровной ткани корня других исследованных нами растений, кроме *Pandanus*.

Особого рассмотрения заслуживают также корни *Hydrocharis morsus ranae* (*13*, *14*), в их апексе обособление инициалей отдельных гистогенов выражено отчетливо: плерома, периблема, дерматоген. В протодерме отчетливо видны трихобласты и атрихобласты (*15*). Чехлик отсутствует и его заменяет кармашек, возникающий из эндодермы материнского корня. Клетки кармашка у *Hydrocharis* сильно разрастаются, самые внешние из них слущиваются (*13*).

Сходное строение имеет апекс корня *Pistia stratiotes* и *Trianea bogotensis*, хотя Шаде и Гуттенберг (Schade, von Guttenberg, 1951) считают что дерматоген у *Pistia* представляет собою внутренний слой кармашка т. е. не гомологичен дерматогену *Hydrocharis*.

В апексе корня *Pandanus gracilis* (сем. *Pandanaceae*) имеются собственные инициали плеромы. Инициали для всех остальных гистогенов общи (*16*, *17*). Дерматоген возникает из общей группы инициальных клеток и оформляется как самостоятельный слой, отчетливо выраженный среди других слоев клеток меристемы. Периклинальных делений в нем не обнаруживается, и в формировании чехлика он не принимает участия. Дифференцирующаяся из дерматогена ризодерма пандануса по форме образующих ее клеток очень напоминает таковую у пальм.

В чехлике довольно отчетливо выражена колумелла, следовательно средняя часть чехлика увеличивается за счет поперечных делений клеток колумеллы (по отношению к оси корня). Периферические части чехлика возобновляются от калиптрогена (*16*, *17*). Ряды клеток, образующих чехлик, расположены так же, как и у лилейных (Wagner, 1939).

Из других групп растений подобное строение имеют апексы корней следующих пальм: *Attalea spectabilis*, *Copernicia cerifera*, *Corypha umbraculifera*, *Sabal bermudana*, *Livistona chinensis* (*18*). Дерматоген обособляется на некотором расстоянии от зоны инициалей. Среди исследованных ароидных такое строение имеет апекс корня *Aglaonema modestum*.

В апексе тонких корней пальм *Areca catechu*, *Archontophoenix cunninghamii*, *Chamaedorea concolor*, *Chrisalidocarpus lutescens*, *Drymophloeus begunii*, *Zalacca edulis*, *Thrinax radiata*, *Caryota urens* и ароидного *Syngonium hastifolium* тенденция к обособлению инициалей отдельных гистогенов выражена более отчетливо. Остановимся более подробно на рассмотрении апекса корня *Areca catechu* (*19*).

Обособление инициалей плеромы здесь очевидно. Как сами иници-ли, так и их производные делятся поперек и вдоль по отношению к оси :орня. Таким образом обеспечивается рост плеромы в двух направлениях. )днако увеличение в ширину происходит в ограниченных пределах, так :ак после продольного деления клетки происходит растяжение обеих ,очерних клеток вдоль длинной оси корня таким образом, что ширина [х при этом почти не увеличивается (*19*).

Ниже инициалей плеромы располагается общая инициальная зона, ,ающая начало периблеме и дерматогену. Четких рядов здесь наблюдать :е удается, скорее можно говорить об их беспорядочном расположении. )днако клетки периблемы, возникающие в результате их деления, рас-:олагаются изогнутыми рядами, характерными для этой ткани. Здесь :реобладают продольные деления и благодаря им плерома, а затем и про-зводная из нее кора значительно расширяются, способствуя тем самым ›осту корня в диаметре. Пограничный с чехликом слой клеток — дер-[атоген. Клетки протодермы, дифференцирующиеся из него, делятся олько антиклинально, следовательно, лиоризия в корнях этих растений ыражена совершенно отчетливо.

Чехлик имеет собственные инициали, расположенные дистально от :нициалей периблемы и дерматогена, они образуют широкую пластинку. {летки, располагающиеся в центре этой пластинки, непосредственно од инициалями дерматогена и периблемы, делятся преимущественно оперек длинной оси корня и их производные образуют колумеллу чех-ика. Клетки же, расположенные на периферии, делятся также поперек, их производные — вдоль и вместе с тем испытывают продольное рас-яжение и таким образом осуществляется согласованный рост боковых астей чехлика и соседних с ними клеток протодермы, находящихся в сос-оянии активного деления. Так как количество периклинальных делений боковых частях чехлика сводится до минимума и преобладает продоль-ое растяжение клеток, то количество рядов в боковых частях чехлика 'меньшается по мере удаления от зоны инициальных клеток (вверх по :орню). Этому способствует также слущивание самых внешних слоев ехлика. У пальм оно осуществляется особенно энергично.

## Обсуждение

Отсутствие в корнях дерматогена и наличие общего образователь-ого центра позволяет рассматривать гистогенез в апексе корня *Poly-lthia longifolia* и *Nelumbo nucifera* (рис. 1, *3*, *4*, *5*, *6*) как пример неупоря-оченного способа развития — I, неупорядоченный, тип (рис. 2; табл. 2). 'ти же признаки характеризуют большинство голосеменных. В связи этим гистогенез в корне *Polyaltia longifolia* и *Nelumbo nucifera* пред-тавляет собой вариацию голосеменного типа. Несмотря на то что у хвой-ых и некоторых других голосеменных (Воронин, 1964), а также *'phedra* (Pillai A., 1966) и других гнетовых (Воронин и др., 1973) плерома меет свои собственные инициали, структура апекса корня голосеменных овольно однообразна (Eriksson, 1878 и его современники), примером 'ожет служить *Cycas revoluta*. Однако чтобы иметь полное основание ля такого утверждения, необходимо иметь больше сведений по онтоге-езу корня этих растений.

Появление дерматогена можно считать следующим шагом в усовер-іенствовании строения апекса корня покрытосемянных растений. Как идно из рис. 2, этот процесс происходил двумя путями.

Первый путь связан с возникновением дермокалиптрогена, произво-ящего чехлик и ризодерму. Этот способ гистогенеза характерен для боль-іинства двудольных растений. Инициальные клетки дермокалиптро-ена закладываются в эмбриодерме и гипофизе зародыша или в первичном ерматогене зачатка бокового корня. Периклинальные деления в нем, ериодически чередующиеся с антиклинальными, откладывают наружу лои клеток чехлика. Интенсивность периклинальных делений умень-

шается с удалением от апикальных инициалей. На определенном расстоянии от апекса периклинальные деления в дермокалиптрогене прекращаются, и остаточный слой меристемы, делясь только антиклинально, формирует протодерму. Последняя после слущивания клеток чехлика выходит на поверхность корня и дифференцируется в виде специализированной ткани — ризодермы. Таким образом, чехлик, и ризодерма оказываются тесно связанными по происхождению и развитию (тип II).

Корневые меристемы, обладающие дермокалиптрогеном, в свою очередь подразделяются на несколько подтипов в зависимости от степени самостоятельности инициалей отдельных гистогенов (II А, II Б, II В).

Так называемый открытый тип меристемы характеризуется наличием более или менее обширной инициальной зоны, общей для всех гистогенов

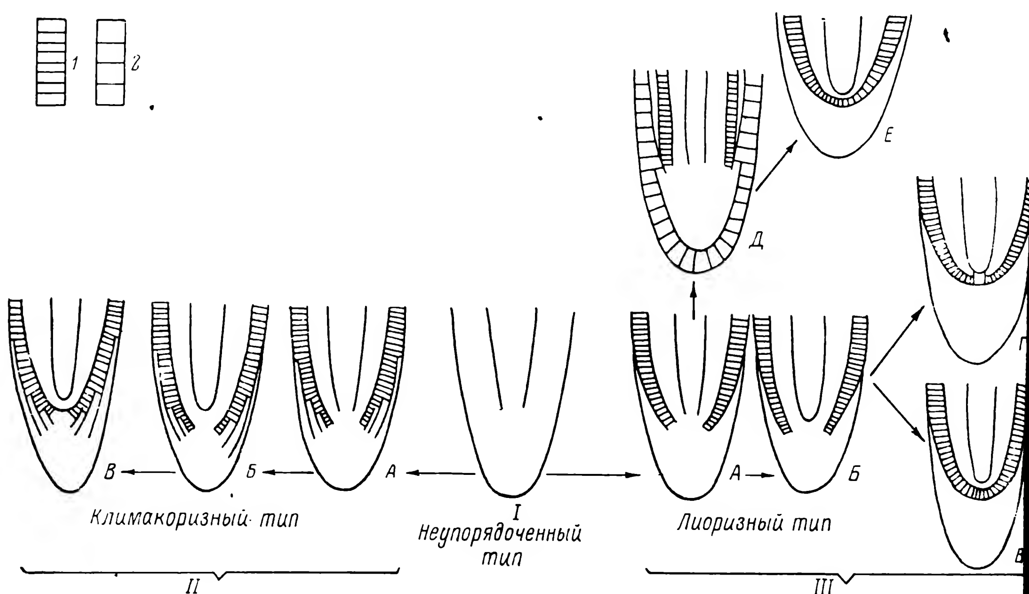



Рис. 2. Вероятные пути эволюции типов гистогенеза в апексе корня покрытосемянных растений.

1 — дерматоген тела корня; 2 — эпидермис чехлика; остальные пояснения в тексте.

(II А) (*Annona cherimolia*). Смешение инициальных клеток, несмотря на их независимое заложение, происходит в результате их неупорядоченных делений.

Закрытый тип (II В) характеризуется наличием обособленной плеромы, периблемы и дермокалиптрогена. Такое строение инициальной зоны поддерживается благодаря строгой упорядоченности направления клеточных делений в каждом инициальном слое клеток (*21*, *Brassica nigra*).

Ряд видов образует промежуточную группу (II Б), характеризующуюся обособлением инициалей плеромы и образованием общей инициальной зоны для других гистогенов (*20*). В некоторых случаях вопрос об обособлении инициалей плеромы решить трудно, например у *Trochodendron* и *Panax* (*23*, *24*). Иногда смена типов строения корневых меристем по признаку обособленности инициалей гистогенов наблюдается в онтогенезе одного и того же корня (Guttenberg, 1960).

Дермокалиптроген — образование, свойственное меристеме двудольных растений. До сих пор, как упоминалось выше, имеется только одно указание на возможное присутствие дермокалиптрогена у однодольных, а именно у пальм (Pillai a. Pillai, 1961). Мы при изучении корневых меристем у пальм *Copernicia cerifera*, *Livistona subglobosa* и других иногда тоже отмечали периклинальные деления в дерматогене, что дает некоторое основание считать, что этот гистоген работает по типу дермокалиптро-

ТАБЛИЦА 2

Типы гистогенеза

| Тип | Происхождение дерматогена | Специализация инициальных зон | Примеры | Исследователь |
|---|---|---|---|---|
| I | Неупорядоченный тип. Дерматоген отсутствует | Общая зона для всех гистогенов | *Polyalthia longifolia*, *Nelumbo nucifera* | Воронкина, 1975 (настоящие данные) |
| II | Климакоризный тип. Дерматоген связан по происхождению с калиптрогеном (дермокалиптроген). Периодическими периклинальными делениями дермокалиптрогена пополняется чехлик. Остаточный слой за счет антиклинальных делений формирует протодерму корня | А Общая зона для всех гистогенов | *Annona cherimolia* | Воронкина, 1975 |
| | | Б Собственные инициали у плеромы и общие для других гистогенов | *Fagus sylvatica* | Clowes, 1961 |
| | | В Собственные инициали у плеромы, периблемы и дермокалиптрогена | *Brassica nigra* | Pillai S. K. и др., 1961 |
| III | Лиоризный тип. Дерматоген связан по своему происхождению с периблемой | А Общая зона для всех гистогенов | *Elodea canadensis* | Воронкина, 1975 |
| | | Б Собственные инициали плеромы и общие для других зон | *Pandanus gracilis* | Воронкина, 1975 |
| | | В Собственные инициали плеромы, периблемы, дерматогена и калиптрогена | *Sagittaria sagittifolia* | Воронкина, 1975 |
| | | Г Собственные инициали плеромы и калиптрогена; общие для периблемы и дерматогена | *Butomus umbellatus*, *Triticum vulgare* | Schade, von Guttenberg, 1951 Воронкина, 1975; |
| | | Д Инициали всех гистогенов расположены в одной плоскости, образуя поперечную меристему | *Victoria cruziana* | Воронкина, 1975 |
| | | Е Собственные инициали у всех гистогенов. Вместо чехлика кармашек эндодермального происхождения | *Hydrocharis morsus-ranae* | Schade, von Guttenberg, 1951; Воронкина, 1975 |

гена. Однако наблюдения носили случайный характер и для более определенного заключения необходимо изучение меристем пальм в процессе их развития.

Другой путь эволюционного развития корневых меристем в противоположность первому связан с дальнейшим обособлением чехлика, с раздельным заложением инициальных клеток калиптрогена и дерматогена и большей независимостью развития чехлика от основного тела корня.

Дерматоген в своем заложении и развитии становится более тесно связанным с периблемой, развиваясь из общих с нею инициалей или из соб-

ственных инициалей, имеющих общее происхождение с инициалями периблемы (тип III).

Как и предыдущий, данный тип гистогенеза корня может быть подразделен на ряд подтипов в зависимости от степени самостоятельности инициальных зон и расположения их в апексе.

Подтип III А, описанный в данной работе на примере *Elodea canadensis*, характеризуется независимым расположением инициалей калиптрогена и дерматогена. Инициали калиптрогена закладываются в первичном дерматогене зачатка корня. Чехлик нарастает за счет активности калиптрогена в течение всей жизни корня, и его новые слои заменяют закончившие развитие, ослизняющиеся и слущивающиеся клетки. Инициали дерматогена, периблемы и плеромы образуют общую инициальную зону, и гистогены выявляются на некотором расстоянии от нее. Разновидность данного типа меристемы представляет собой меристема *Pandanus* (III Б), отличающаяся обособлением инициалей плеромы, не входящих в общую инициальную зону.

Дальнейшим усовершенствованием строения меристемы в этой линии развития следует признать обособление инициалей всех гистогенов, строгую упорядоченность клеточных делений во всех зонах меристемы. Такая структура меристемы широко представлена среди порядков однодольных растений. Инициальная зона представлена здесь обычно тремя или четырьмя независимыми инициальными зонами — плеромы, периблемы и дерматогена (общие инициальные клетки) и калиптрогена (тип III В и III Г). Дерматоген становится различим на близком расстоянии от инициальной зоны. Менее распространенным среди однодольных является тип меристемы с четырьмя инициальными клетками гистогенов (*Sagittaria*, *Lasia*). Судя по тому, что в ряде случаев этот тип меристемы существует наряду с меристемой, обладающей тремя инициальными зонами (т. е. общими инициалями для периблемы и дерматогена), взаимный переход между ними осуществляется довольно легко.

Тип гистогенеза корня, характерный для однодольных, обнаружен у исследованных представителей порядка *Nymphaeales*. В настоящей работе описано два хорошо различимых подтипа гистогенеза корня — *Victoria cruziana* (III Д) и *Nuphar luteum* (III В).

Как это свойственно данному типу гистогенеза, в обоих случаях первичный дерматоген зачатка корня дает начало инициальным клеткам калиптрогена. Инициали дерматогена корня закладываются вне связи с инициалями калиптрогена.

У *Nuphar luteum* калиптроген остается активным на протяжении всей жизни корня. В центральной зоне меристемы отчетливо выражены инициальные клетки всех гистогенов — калиптрогена, дерматогена, периблемы и плеромы. Инициали располагаются друг под другом в вертикальной плоскости.

Сравнивая строение меристемы и характер гистогенеза у *Nuphar luteum* и у разных представителей однодольных растений, приходится констатировать глубокое сходство меристем кубышки с наиболее совершенно построенными меристемами однодольных растений. Иначе говоря, апикальная меристема *Nuphar* представляет собой хорошо выраженный лиоризный тип (III В) и не имеет ничего общего с климакоризным типом двудольных растений.

Своеобразие типа *Victoria* (III Д) составляет наличие так называемой поперечной меристемы: инициальные клетки гистогенов (дерматогена, периблемы и плеромы) располагаются в одной горизонтальной плоскости. При такой структуре инициальной меристемы довольно четко прослеживается происхождение гистогенов от собственных инициалей, хотя иногда отмечается и смешение инициальных клеток дерматогена и наружных слоев периблемы.

Другой также весьма примечательной особенностью гистогенеза корня *Victoria* является ограниченный рост чехлика. Его наружный слой не слущивается с поверхности корня, а сохраняется как специализирован

ный эпидермис чехлика. Внутренний слой калиптрогена после завершения клеточных делений также дифференцируется как специализированный слой чехлика.

Как видно из описания, оба типа гистогенеза, обнаруженные у представителей порядка *Nymphaeales*, весьма специализированы и вряд ли могут быть легко выведены один из другого. Можно думать, что они оба являются производными какого-то менее специализированного типа, возможно сходного с типом III А, описанным на примере *Elodea*.

Еще одну разновидность гистогенеза в пределах общего III типа необходимо отметить — это высокоспециализированный подтип корня плавающих растений (*Pistia*, *Hydrocharis*, *Trianea*, *Lemna* и др.) (III Е). Этот подтип, по всей видимости, продолжает тенденцию к редукции чехлика, наметившуюся у нимфейных и связанную безусловно с водным образом жизни. У нимфейных мы наблюдаем первую ступень редукции чехлика, которая проявляется в его ограниченном росте и раннем обособлении боковых частей от тела корня. У плавающих растений чехлик не развивается вообще, а его функции частично берет на себя кармашек, возникающий при развитии боковых корней в эндодерме материнского корня.

---

Дерматоген у покрытосемянных растений представляет собой новообразование по сравнению со строением корня, типичным для голосеменных, и формируется по-разному у однодольных и двудольных. Так, у двудольных растений в эмбриодерме закладываются инициали дермокалиптрогена — общего гистогена для ризодермы и чехлика, а у однодольных дерматоген корня возникает как генетически связанный с периблемой или независимо от нее. На рис. 2 даны схемы различных типов гистогенеза в апексе корня и показаны возможные пути их эволюции. Стрелками показаны возможные пути эволюции типов, а не конкретных таксонов (примеры растений приведены в тексте лишь для иллюстрации типов).

Основываясь на вышеизложенном, можно заключить, вслед за Ворониным (1956), что наиболее примитивными следует считать типы с общими инициалями для всех гистогенов, сходные с голосеменными.

Наиболее специализированным типом двудольных следует считать тип с собственными инициалями плеромы, периблемы и дермокалиптрогена (тип II В); у однодольных же — тип с собственными инициалями плеромы, калиптрогена и общими или независимыми для периблемы и дерматогена (тип III В и Г). Тип меристемы (III Е) с собственными инициалями для плеромы, периблемы и дерматогена и с наличием кармашка, вероятно, представляет слепую ветвь и встречается только у растений с плавающими корнями.

Исследования, проведенные Пиллаи, и настоящая работа показали, что в пределах отдельно взятого таксона существуют апексы корня, имеющие разную организацию. Это позволяет предполагать, что разные типы корня могли возникать конвергентно в разных таксонах.

Приношу сердечную благодарность моему руководителю М. М. Лодкиной, а также А. Е. Васильеву, за помощь в работе. Особую признательность выражаю М. Ф. Даниловой за постоянное внимание и ценные советы при обсуждении работы.

## ЛИТЕРАТУРА

Б а л о д и с В. А., В. Б. И в а н о в. (1970). Изучение размножения клеток в корнях при переходе от меристемы к зоне растяжения. Цитология, 12, 8. — В о р о н и н Н. С. (1956). Об эволюции корней у растений. Бюлл. МОИП, отд. биол. 61, 5. — В о р о н и н Н. С. (1964). Эволюция первичных структур в корнях растений. Уч. зап. Калужск. пед. инст., 13. — В о р о н и н Н. С., Н. В. В о р о н к и н а, М. М. Л о д к и н а. (1973). Строение апекса корня *Gnetales*. Бот. ж., 58, 11. — В о р о н к и н а Н. В. (1974). Анатомическое строение апекса корня *Nymphaeales* J. Schaffner. Бот. ж., 59, 10. — И в а н о в В. Б. (1970). Взаимодействие клеток в растущей части корня. В сб.: Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте. — И в а н о в В. Б. и Т. К. Л и т и н с к а я. (1967). Одновременная окраска белков и углево-

дов проционовыми красителями. Цитология, 9, 9. — Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Beneš K. (1968). On the stainability of plant cell walls with alcian blue. Biol. plantar., 10, 5. — Clowes F. A. L. (1950). Root apical meristems of *Fagus sylvatica*. New Phytologist, 49, 2. — Clowes F. A. L. (1958). Development of quiescent centres in root meristems. New Phytologist, 57, 1. — Clowes F. A. L. (1959). Apical meristems of roots. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., 34, 4. — Clowes F. A. L. (1961). Apical meristems. — Deshpande B. D. (1960). Root apical meristems in monocots. I. Root apex organization in some members of the *Amaryllidaceae*. J. Indian Bot. Soc., 39, 1. — Deshpande B. D. (1961). Root apical meristems in monocots. II. Root apex organization in some members of the *Liliaceae*. J. Indian Bot. Soc., 40, 4. — Eriksson J. (1878). Über das Urmeristem der Dikotylen-Wurzeln. Jahrb. wissensch. Bot., 11, 5. — Flahault Ch. (1878). Recherches zur l'accroissement terminal de la racine chez les phanérogames. Ann. Sci. Nat. Bot., 6, 6. — Guttenberg H. von. (1960). Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. Handb. Pflanzenanat., VIII, 3. — Guttenberg H. von. (1968). Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Handb. Pflanzenanat., VIII, 5. — Guttenberg H. von, R. Müller-Schröder. (1958). Untersuchungen über die Entwicklung des Embryos und der Keimpflanze von *Nuphar luteum* Smith. Planta, 51, 4. — Haberlandt G. (1924). Physiologische Pflanzenanatomie. — Hanstein J. (1870). Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. Bot. Abhandl. Gebiet Morphol., 1, 1. — Hegelmaier F. (1874). Zur Entwicklungsgeschichte monokotylen Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel. Bot. Ztg., 32, 39—44. — Janczewski E. (1874). Das Spitzenwachstum der Phanerogamenwuzeln. Bot. Ztg., 32, 8. — Kroll G. H. (1912). Kritische Studien über die Verwertbarkeit der Wurzelhaubentypen für die Entwicklungsgeschichte. Beih. Bot. Zbl., 28, 1. — Nägeli C., H. Leitgeb. (1868). Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beitr. Wiss. Bot., 4. — Neumann O. (1939). Über die Bildung der Wurzelhaube von *Juglans*, *Mimosa* und *Lupinus*. Planta, 30, 1. — Pankow H., H. von Guttenberg. (1957). Vergleichende Studien über die Entwicklungen monokotylen Embryonen und Keimpflanzen. Bot. Studien, 7. Troll u. Guttenberg. — Pillai A. (1966). Root apex of *Ephedra foliata*, with suggestion on the possible evolutionary trend of root apical structures in Gymnosperms. Planta, 70, 1—2. — Pillai S. K. (1963). A tentative suggestion on the evolutionary trend in the root apical structures in members of the *Scitaminales*. Phyton, 10, 3—4. — Pillai S. K., A. Pillai. (1961a). Root apical organization in monocotyledons — *Marantaceae*. Proc. Indian Acad. Sci., 53, 6. — Pillai S. K., A. Pillai. (1961б). Root apical organization in monocotyledons — *Palmae*. Proc. Indian Acad. Sci., 54, 5. — Pillai S. K., A. Pillai. (1961b). Root apical organization in monocotyledons — *Xyridaceae*. Proc. Indian Acad. Sci., 54, 5. — Pillai S. K. a. Pillai. (1961 г.). Root apical organization in monocotyledons — *Musaceae*. J. Indian Bot. Soc., 40, 3. — Pillai S. K., A. Pillai. (1961a). Root apical organization in monocotyledons — *Cannaceae*. J. Indian Bot. Soc., 40, 4. — Pillai S. K., A. Pillai, S. Sachdeva. (1961). Root apical organization in monocotyledons — *Zingiberaceae*. Proc. Indian Acad. Sci., 53, 5. — Pillai S. K., P. Vijayalekshmi, M. G. Omana. (1965a). Apical organization of the roots of dicotyledons. II. Root apices of same members of *Proteaceae*, *Cruciferae*, *Piperaceae*, *Amaranthaceae*, *Onagraceae*, *Gentianaceae* and *Scrophulariaceae*. Proc. Indian Acad. Sci., 61, 5. — Pillai S. K., M. Omana. P. Vijayalekshmi. (1965б). Apical organization of the roots of dicotyledons. III. Root apices of some members of the *Compositae*. Proc. Indian Acad. Sci., 61, 6. — Pillai S. K., K. Sukumaran. (1969). Histogenesis, apical meristems and anatomy of *Cyamopsis tetragonoloba*. Phytomorphology, 19, 4. — Reinke J. (1871). Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Bot. Abhandl., 1, 3. — Schade Ch., H. von Guttenberg. (1951). Über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Monokotyledonen. Planta, 40, 2. — Schüepp O. (1917). Untersuchungen über Wachstum und Formwechseln von Vegetationspunkten. Jahrb. Wissensch. Bot., 57, 17. — Schüepp O. (1926). Meristeme. Handb. Pflanzenanat., 1, 2, 4. — Schüepp O. (1966). Meristeme. Wachstum und Formbildung in den Teilungsgeweben höherer Pflanzen. Handb. Pflanzenanat., I. Abt., 2, 4. — Schwendener S. (1882). Über das Scheitelwachstum der Phanerogamenwurzeln. Sitzungsber. Kgl. Acad. Wiss., 1. — Strasburger E. (1872). Zur Kenntnis der Archispermenwurzel. Bot. Zeit., 30, 47. — Tieghem Ph. Van, H. Douliot. (1888). Reherches comparative sur l'origine des members endogènes dans les plantas vasculaires. Ann. Sci. Nat. Bot., 7, 8. — Tiegs E. (1913). Beiträge zur Kenntnis der Entstehung und des Wachstums der Wurzelhauben einiger Leguminosen. Jahrb. Wissensch. Bot., 52, 5. — Treub M. (1876). Le méristème primitif de la racine dans les monocotylédones. Extrait Musée Bot. Leiden, 2. — Wagner N. (1939). Über die Entwicklungsmechanik der Wurzelhauben und des Wurzelrippenmeristems. Planta, 30, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 25 IV 1974.

SUMMARY

Root apex histogenesis was investigated in 76 species of angiosperms (among them 37 dicotyledonous and 39 monocotyledonous). These investigations and reviewed literature data were put in the ground of the original typology of structure of root apical meristems. The types proposed by Kroll (1912), Schüepp (1926), Guttenberg (1960) and by anatomists of the last century were used as basic ones. The main attention was paid to the modes of dermatogen formation and its genetical connections with other histogens, as their relations constitute a principal difference between di- and monocotyledons. Three main and 10 subordinate types of root apex histogenesis were established among the angiosperms. The main ones are: the irregular, the climacorhizal and the leiorhizal types. Dermatogen may be regarded as a new structural element, characteristic of the angiosperms only, as in the gymnosperms there is no genetically continuous dermatogen layer. Accordingly, the irregular type must be the most primitive one, similar to that of the gymnosperms (all histogens having common initials, no dermatogen remaining in mature roots; the function of the epidermal tissue is carried out by cortex layers, which substitute one another successively), e. g. *Polyalthia*, *Nelumbo*. The type, in which the initials of plerome, periblem and dermocalyptrogen are independent (*Brassica nigra*) is assumed to be the most specialized type among dicotyledons, whereas among the monocotyledons — the type with independent initials of plerome and root cap (calyptrogen) and initials of periblem and dermatogen common (*Triticum vulgare*), or the initials of all zones independent (*Sagittaria sagitifolia*). A scheme of probable evolution of root apex histogenesis is presented.

---

УДК 578.353 : 581.17 : 581.43 : 633.11

Н. П. Демченко

# ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ПЕРЕХОДА К МИТОЗУ СЕСТРИНСКИХ КЛЕТОК В КОРНЕ ПШЕНИЦЫ И РАЗЛИЧИЕ ИХ ПО ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ МИТОТИЧЕСКИХ ЦИКЛОВ

N. P. DEMCHENKO. THE SEQUENCE OF ENTERING MITOSIS IN WHEAT ROOT SISTER CELLS AND THEIR DIFFERENCE IN DURATION OF MITOTIC CYCLES

Изучению продолжительности митотических циклов (*T*) в меристемах корней посвящено большое количество работ (см. Иванов, 1974, и др.). В большинстве работ авторы определяли среднее значение *T* для всей меристемы, отдельных ее участков и отдельных тканей. Было обнаружено также, что длительность клеточных циклов может значительно различаться для отдельных клеток и высказано предположение о существовании по крайней мере двух популяций клеток (Rasch и др., 1967; Webster, Davidson, 1968; Сейтхожаев, 1971, и др.). С помощью колхицинового метода были показаны различия в длительности циклов рядом лежащих клеток, причем такие клетки встречались на любом расстоянии от кончика корня в меристеме (Davidson, 1972; Luxova, Murin, 1973, и др.).

В. Б. Иванов (1971) обнаружил, что в коре корня кукурузы клетки делятся чаще всего на неравные части, причем, как правило, большей оказывается апикальная клетка. Эти различия в размере сестринских клеток сохраняются в течение их роста до следующего деления, так как в корнях отсутствует скользящий рост и первой в митоз вступает бóльшая клетка, которая быстрее достигает критического размера, необходимого для вступления в митоз. Иванов предложил три способа оценки различий сестринских клеток по продолжительности митотических циклов с помощью анализа длин сестринских клеток на разных этапах их роста. Однако данных о последовательности перехода сестринских клеток в митоз и о различиях в продолжительности митотических циклов сестринских клеток в настоящее время очень мало.

Целью настоящего исследования было изучение последовательности перехода сестринских клеток в митоз и различий сестринских клеток дерматогена и периблемы корня пшеницы по продолжительности митотических циклов.

## Материал и методика

Зерновки пшеницы сорта Веселоподолянский-485 урожая 1971 г. выращивались в термостате в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной водопроводной водой при температуре 25±1°. Через 45 часов от момента намачивания отбирались проростки, у которых длина центрального корешка достигала 8—10 мм. Часть корешков фиксировалась по Навашину (10 : 4 : 1) сразу же, а другая часть фиксировалась с различными интервалами в течение 31 часа. Фиксированный материал резался продольно, толщина срезов 8 мкм, готовились постоянные препараты с ок-

раской по Фёльгену, причем гидролиз материала проводился 50% HCl в течение 30 мин. при комнатной температуре, препараты подкрашивались 0.5% раствором алцианового синего 2GS в 3% уксусной кислоте в течение 40 минут. Окраска клеточных оболочек алциановым синим давала возможность наблюдать сестринские клетки в пáрах и тройках клеток и измерять их длины (Иванов, 1971).

На продольных центральных срезах, в которых все клетки на протяжении ряда имели ядра на анализируемом или на следующем срезе, измерялись длины всех клеток в ряду, начиная от инициальных клеток ряда до области, где клетки переставали делиться и начиналось их резкое увеличение в длину. Это позволяло выявить в рядах все клетки, находящиеся в митозе.

Измерение длин клеток проводилось с помощью окулярной линейки при увеличении микроскопа в 1000 раз с точностью ±1 мкм.

Так как длины клеток и митотические индексы тканей были одинаковыми для корней разных сроков фиксации, мы рассматривали совместные данные для разных корней. Всего проанализировано 52 ряда клеток дерматогена и 259 рядов периблемы (49 рядов экзодермы, по 52 ряда I и II рядов коры, 50 рядов III ряда коры и 56 рядов эндодермы) на срезах 9—12 корней 3—4 разных сроков фиксации. Из 20 665 измеренных клеток в митозе было найдено 1430 клеток.

Анализ последовательности перехода сестринских клеток в митоз и выявление различий сестринских клеток дерматогена и периблемы по продолжительности митотических циклов был проведен методами, предложенными Ивановым (1971).

## Результаты

Соотношение длин сестринских клеток. Анализируя ряды, можно было выделить пары сестринских клеток, возникшие из одной клетки, и тройки клеток, которые возникли из пар клеток, после деления одной из сестринских клеток. Соотношения длин сестринских клеток в момент завершения деления материнской клетки приводятся в табл. 1 и показаны на рисунке. Из этих данных видно, что клетки делятся на неравные части, причем в большинстве случаев апикальная клетка оказывается длиннее базальной. Однако в дерматогене во второй половине меристемы мы наблюдали чаще деление на неравные клетки таким образом, что базальная клетка была больше апикальной. Аналогичные данные получены на тимофеевке Гудвином и Эверс (Goodwin, Avers, 1956). В связи с тем, что пар сестринских клеток в момент их образования (на стадии ранней интерфазы) во второй половине меристемы бывает меньше, чем в первой, то при усреднении всех пар вдоль дерматогена получается большее количество их с более длинной апикальной клеткой.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение длин сестринских клеток на стадии ранней интерфазы

| Тип ткани | Частота встречаемости пар клеток с разным соотношением длин сестринских клеток, % | | | Всего измерено пар клеток |
|---|---|---|---|---|
| | апикальная клетка длиннее базальной | длины сестринских клеток равные | апикильная клетка короче базальной | |
| Дерматоген (эпидермис) | 38.89 | 29.06 | 32.05 | 234 |
| Периблема: экзодерма | 39.00 | 33.98 | 27.03 | 259 |
| I ряд коры | 29.69 | 40.00 | 30.31 | 320 |
| II ряд коры | 30.91 | 40.61 | 28.48 | 330 |
| III ряд коры | 32.23 | 40.53 | 27.24 | 301 |
| Эндодерма | 46.05 | 31.61 | 22.34 | 291 |
| Всего в периблеме | 35.25 | 37.57 | 27.18 | 1501 |

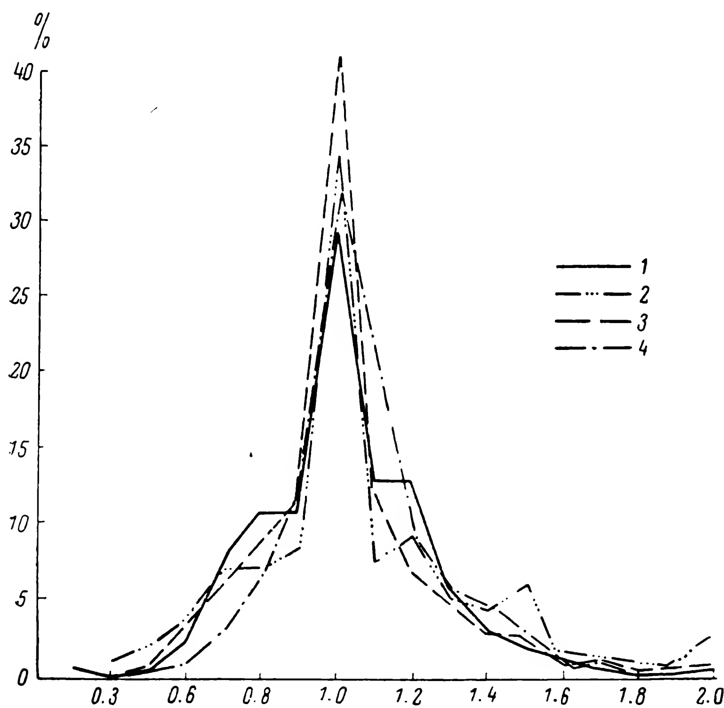
## ТАБЛИЦА 2

**Последовательность перехода к митозу сестринских клеток в зависимости от соотношения их длин**

| Последовательность перехода клеток к митозу | Частота встречаемости пар клеток с различным отношением длин (0.4—2.0) апикальной клетки к длине базальной клетки | | | | | | | | | | | | | | | | | Число случаев |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0.4 | 0.5 | 0.6 | 0.7 | 0.8 | 0.9 | 1.0 | 1.1 | 1.2 | 1.3 | 1.4 | 1.5 | 1.6 | 1.7 | 1.8 | 1.9 | 2.0 | |
| **а) Дерматоген** | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| А | — | — | — | — | — | 1 | 3 | 3 | 1 | 3 | 3 | 2 | 2 | — | — | — | — | 18 |
| Ат | — | — | — | — | — | — | 2 | 4 | 6 | 3 | 1 | 1 | — | — | — | — | — | 17 |
| Б | — | 1 | 7 | 11 | 15 | 13 | 5 | 1 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 54 |
| Бт | — | — | — | 10 | 9 | 10 | 8 | 3 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 41 |
| П | — | — | — | — | 2 | 1 | 10 | 2 | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | 17 |
| Всего | — | 1 | 7 | 21 | 26 | 25 | 28 | 13 | 11 | 6 | 4 | 3 | 2 | — | — | — | — | 147 |
| $\frac{П}{А+Бт+П}$ | — | — | — | — | 0.18 | 0.08 | 0.48 | 0.35 | 0.50 | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| $\frac{П}{Б+Ат+П}$ | — | — | — | — | 0.12 | 0.07 | 0.59 | 0.29 | 0.22 | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| **б) Периблема** | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| А | — | — | — | 2 | 5 | 6 | 20 | 60 | 71 | 54 | 31 | 34 | 13 | 6 | 2 | 1 | 1 | 306 |
| Ат | — | — | — | 2 | — | 22 | 17 | 61 | 67 | 33 | 20 | 9 | — | — | — | — | — | 231 |
| Б | 1 | 2 | 8 | 35 | 41 | 47 | 8 | 3 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 146 |
| Бт | — | 2 | 9 | 30 | 45 | 55 | 18 | 8 | 4 | — | — | — | — | — | — | — | — | 171 |
| П | — | — | 1 | 3 | 11 | 44 | 54 | 33 | 11 | 6 | 2 | 2 | — | — | — | — | — | 167 |
| Всего | 1 | 4 | 18 | 72 | 102 | 174 | 117 | 165 | 154 | 93 | 53 | 45 | 13 | 6 | 2 | 1 | 1 | 1021 |
| $\frac{П}{А+Бт+П}$ | — | — | 0.10 | 0.09 | 0.18 | 0.42 | 0.59 | 0.33 | 0.13 | 0.10 | 0.06 | 0.06 | 0.06 | — | — | — | — | |
| $\frac{П}{Б+Ат+П}$ | — | — | 0.11 | 0.08 | 0.21 | 0.39 | 0.68 | 0.34 | 0.14 | 0.15 | 0.09 | 0.18 | — | — | — | — | — | |

Примечание. А — пара клеток, в которой апикальная клетка делится; Ат — тройка клеток, в которой апикальная клетка разделилась, а базальная делится; Б — пара клеток, в которой базальная клетка делится; Бт — тройка клеток, в которой базальная клетка разделилась, апикальная делится; П — пара клеток, в которой обе клетки делятся.

Соотношение размеров сестринских клеток и последовательность перехода их к митозу. В табл. 2 представлены данные, показывающие зависимость между соотношением длин сестринских клеток в парах и тройках и переходом их к делению. В дерматогене и периблеме чаще всего первой в митоз вступала клетка, имеющая больший размер (в дерматогене в 105 из 130 случаев, когда одна из сестринских клеток в парах и тройках находилась в митозе, а в периблеме в 736 случаях из 854). Это подтверждает данные, полученные для корней кукурузы, лука и *Crepis capillaris* (Иванов, 1974). Однако в дерматогене мы наблюдали увеличение частоты встречаемости пар и




**Соотношение длин апикальной и базальной сестринских клеток в момент их возникновения.**

*По оси абсцисс* — отношение длины апикальной клетки к длине базальной; *по оси ординат* — процент пар с данным отношением от всех измеренных пар; *1* — клетки эпидермиса, *2* — экзодермы, *3* — трех рядов коры, *4* — клетки эндодермы.

троек клеток с базальной делящейся клеткой, а в периблеме — с апикальной. Во всех тканях пары с двумя делящимися клетками встречались тем чаще, чем меньше различались длины сестринских клеток.

Анализ частоты встречаемости пар и троек клеток с митозами вдоль меристемы в эпидермисе показал, что во второй половине меристемы наблюдалось преобладание пар, у которых делилась базальная клетка, и троек, у которых базальная клетка уже закончила деление (табл. 3).

Изучение распределения соотношений длин сестринских клеток в парах с двумя делящимися клетками в периблеме также подтверждает вывод о том, что первой вступает в митоз бо́льшая клетка, и апикальная клетка несколько чаще находится на более поздней фазе митоза, чем базальная (табл. 4). Вагнер (Wagner, 1930) также обнаружил, что в кончике корня лука в парах с двумя делящимися клетками апикальная клетка чаще находится на более поздней фазе митоза, чем базальная клетка. Иванов (1971) в коре кукурузы наблюдал равное соотношение частоты встречаемости таких пар.

При анализе пар с обеими делящимися клетками и находящимися в одной и той же фазе митоза наблюдалось некоторое увеличение числа пар, у которых базальная клетка больше апикальной. Возможно, апи-

кальная клетка в момент ее образования «получает» не только бо́льшую длину, но и возможность раньше вступать в митоз.

ТАБЛИЦА 3

Частота встречаемости пар и троек клеток с митозами вдоль ряда эпидермиса в кончике корня пшеницы

| Удаление от начала ряда ($N_{кл.}$) | Частота встречаемости пар и троек клеток с митозами | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | А | Ат | Б | Бт | П |
| 1—20 | 9 | 13 | 14 | 15 | 5 |
| 21—40 | 8 | 4 | 15 | 13 | 12 |
| 41—60 | 2 | 1 | 22 | 11 | — |
| 61—80 | — | — | 3 | 1 | 2 |

Примечание. Обозначения см. табл. 2.

Различия по продолжительности митотических циклов двух сестринских клеток. Мы использовали три способа оценки различий по продолжительности митотических циклов сестринских клеток, описанных в работе Иванова (1971). Эти различия выражаются в долях от средней продолжительности митотического цикла ($\bar{T}$).

ТАБЛИЦА 4

Анализ пар с двумя делящимися сестринскими клетками в перибleме корня пшеницы

| Соотношение фаз митоза в сестринских клетках | Соотношение длин сестринских клеток | | | Число случаев |
|---|---|---|---|---|
| | апикальная клетка длиннее базальной | базальная клетка длиннее апикальной | апикальная и базальная клетки равной длины | |
| Апикальная клетка в более поздней фазе митоза | 41 | 6 | 10 | 57 |
| Базальная клетка в более поздней фазе митоза | 2 | 26 | 7 | 35 |
| Клетки в одной и той же фазе митоза | 15 | 29 | 31 | 75 |
| Итого | 58 | 61 | 48 | 167 |

Первый способ — определение различий путем анализа соотношения длин сестринских клеток на стадии ранней интерфазы сразу же после завершения формирования перегородки между двумя сестринскими клетками. Этот способ основан на том, что в корне отсутствует скользящий рост, рост клеток идет по экспоненциальному закону, и длина делящейся клетки в парах и тройках одинаковая. Тогда бо́льшая клетка, образовавшаяся в результате деления, раньше достигнет критической длины, при которой клетки делятся, чем меньшая клетка, и эта разница выразится формулой:

$$T_1 - T_2 = \frac{1}{k} \ln \frac{l_2}{l_1}, \quad (1)$$

где $T_1$, $T_2$ — продолжительность митотических циклов у сестринских клеток; $k$ — относительная скорость роста; $l_1$, $l_2$ — длины сестринских клеток.

Если допустить, что в среднем за время цикла длина клетки удваивается, то $k = \ln 2/\bar{T}$, и тогда формула (1) примет вид:

$$\frac{T_1 - T_2}{\bar{T}} = \frac{2}{\ln 2} \ln \frac{l_2}{l_1} \quad (2)$$

(подробнее см. Иванов, 1970, 1971).

По формуле (2) мы нашли теоретически предполагаемые различия по продолжительности митотических циклов у сестринских клеток на стадии ранней интерфазы (табл. 5). Из данных, приведенных в табл. 5, видно, что в большинстве случаев разница в продолжительности митотических циклов сестринских клеток не превышает 0,26 $\bar{T}$. Во всех тканях наблюдается незначительная частота встречаемости клеток, различающихся на время одного клеточного цикла, и только в эпидермисе и экзодерме встречаются сестринские клетки, различающиеся на 1.32$\bar{T}$ в 0.43% и в 0.77% случаях соответственно.

ТАБЛИЦА 5

Теоретически ожидаемая разница в продолжительности митотических циклов сестринских клеток на стадии ранней интерфазы

| Отношение длины большей клетки к меньшей | Различие по продолжительности митотических циклов сестринских клеток (Т) | Встречаемость сестринских пар клеток с разным отношением длин, % | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | эпидермис | экзодерма | I ряд коры | II ряд коры | III ряд коры | эндодерма | средняя для всех тканей |
| 1.0 | 0.00 | 29.06 | 33.98 | 40.00 | 40.61 | 40.53 | 31.62 | 36.42 |
| 1.1 | 0.14 | 23.50 | 15.06 | 23.75 | 26.67 | 21.59 | 31.96 | 23.98 |
| 1.2 | 0.26 | 23.50 | 16.22 | 14.69 | 12.42 | 18.27 | 16.81 | 16.48 |
| 1.3 | 0.38 | 05.98 | 05.02 | 03.44 | 04.85 | 05.32 | 05.84 | 05.01 |
| 1.4 | 0.49 | 10.68 | 11.20 | 08.12 | 08.48 | 06.97 | 07.90 | 08.76 |
| 1.5 | 0.59 | 02.14 | 05.79 | 01.56 | 02.42 | 02.99 | 02.75 | 02.88 |
| 1.6 | 0.68 | 03.42 | 04.63 | 05.31 | 03.31 | 02.33 | 01.37 | 03.40 |
| 1.7 | 0.77 | 00.47 | 01.16 | 01.25 | — | — | 01.03 | 00.64 |
| 1.8 | 0.85 | — | 00.77 | 00.31 | — | 01.00 | 00.69 | 00.46 |
| 1.9 | 0.93 | — | 00.39 | 00.31 | — | 00.33 | 00.34 | 00.23 |
| 2.0 | 1.00 | 00.85 | 05.02 | 01.25 | 01.21 | 00.66 | 00.69 | 01.56 |
| 2.1 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 2.2 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 2.3 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 2.4 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 2.5 | 1.32 | 00.43 | 00.77 | — | — | — | — | 00.17 |

Средние значения теоретической разницы в продолжительности клеточных циклов сестринских клеток на стадии ранней интерфазы представлены в табл. 6. Средняя разница для всех изученных тканей составляла 0.21$\bar{T}$.

ТАБЛИЦА 6

Средняя теоретическая разница в продолжительности митотических циклов сестринских клеток на стадии ранней интерфазы

| Показатель | Эпидермис | Экзодерма | I ряд коры | II ряд коры | III ряд коры | Эндодерма | Средняя для всех тканей |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Разница в продолжительности митотических циклов (Т) | 0.22 | 0.28 | 0.20 | 0.18 | 0.18 | 0.20 | 0.21 |

**Второй способ** определения различий в продолжительности митотических циклов сестринских клеток основан на том, что время, необходимое для того, чтобы из пары с одной делящейся клеткой возникла тройка клеток, в которой делится другая клетка, и составляет искомую разницу. Рост клеток идет по экспоненциальному закону

$$l_T = l_п e^{k\,(T_1 - T_2)}, \quad (3)$$

где $l_T$ — длина тройки клеток; $l_п$ — длина пары клеток; $k$ — относительная скорость роста; $T_1$, $T_2$ — продолжительность митотических циклов сестринских клеток.

Выразив значение $k$ в долях от средней продолжительности митотического цикла ($k=ln2/\bar{T}$) и прологарифмировав формулу (3), получим формулу

$$\frac{T_1 - T_2}{T} = \frac{1}{ln\,2}\, ln\, \frac{l_T}{l\Pi}, \qquad (4)$$

по которой найдем разницу в продолжительности митотических циклов сестринских клеток (табл. 7). Из данных, представленных в табл. 7, можно определить среднее различие в продолжительности митотических циклов сестринских клеток дерматогена и периблемы, оно составляет 0.20 $\bar{T}$.

ТАБЛИЦА 7

Различия по продолжительности митотических циклов сестринских клеток в парах и тройках клеток

| Тип ткани | Средняя длина пары с одной делящейся клеткой, мкм | Средняя длина тройки с одной делящейся клеткой, мкм | Отношение средней длины тройки к средней длине пары | Различия по продолжительности митотического цикла сестринских клеток (T) |
|---|---|---|---|---|
| Эпидермис | 44.42 | 49.34 | 1.11 | 0.15 |
| Экзодерма | 33.83 | 39.23 | 1.16 | 0.21 |
| I ряд коры | 30.52 | 35.16 | 1.15 | 0.20 |
| II ряд коры | 28.74 | 34.15 | 1.19 | 0.25 |
| III ряд коры | 34.26 | 39.97 | 1.17 | 0.23 |
| Эндодерма | 39.42 | 44.52 | 1.13 | 0.18 |

Третий способ — определение различий по продолжительности митотических циклов сестринских клеток путем вычисления «времени жизни» тройки клеток, так как после деления второй клетки уже будет две пары клеток. Для этого использовали формулу

$$\frac{\tau}{T_1 - T_2} = \frac{N_{TM}}{N_T},$$

где $\tau$ — продолжительность митоза; $T_1$ и $T_2$ — продолжительность митотических циклов сестринских клеток; $N_{TM}$ — количество троек, в которых одна клетка в митозе; $N_T$ — общее количество троек. Длительность митоза определили по формуле $\tau$=МИ $\bar{T}/ln\,2$, где МИ — митотический индекс (Hoffman, 1949).

В табл. 8 представлены различия по продолжительности митотических циклов сестринских клеток, определенные третьим способом. Средняя разница в продолжительности циклов по всем тканям составляет $0.17\bar{T}$.

ТАБЛИЦА 8

Различия по продолжительности митотических циклов сестринских клеток, определенные по «времени жизни» тройки клеток

| Тип ткани | Количество троек клеток с митозами | Общее количество троек клеток | Митотический индекс ткани, % | Различия по продолжительности митотических циклов сестринских клеток |
|---|---|---|---|---|
| Эпидермис | 60 | 116 | 4.95 | 0.15 |
| Экзодерма | 66 | 113 | 6.06 | 0.15 |
| I ряд коры | 76 | 149 | 5.99 | 0.17 |
| II ряд коры | 79 | 163 | 6.62 | 0.18 |
| III ряд коры | 99 | 168 | 7.30 | 0.18 |
| Эндодерма | 100 | 173 | 7.27 | 0.18 |

Таким образом, три способа определения средних различий по продолжительности митотических циклов сестринских клеток по всем тканям дали весьма близкие результаты, — 0.21 $\bar{T}$, 0.20 $\bar{T}$ и 0.17 $\bar{T}$.

Обязательность перехода клетки к митозу. Иванов (1971) показал, что в коре корешков кукурузы практически все клетки обязательно переходят к митозу, пока они находятся в меристеме. Мы использовали прием, предложенный Ивановым для обнаружения клеток, длина которых превышает длину соседних делящихся клеток. Зная насколько длина клетки превышает длину делящихся соседних клеток и учитывая, что в корне нет скользящего роста, можно определить, сколько митотических циклов пропустила эта клетка, не вступая в митоз. Частота встречаемости таких клеток представлена в табл. 9.

ТАБЛИЦА 9

Частота встречаемости клеток, перешагнувших критический размер делящихся клеток, в дерматогене и периблеме пшеницы

| Тип ткани | Количество просчитанных клеток | Встречаемость клеток, «перешагнувших» критический размер делящихся клеток | |
|---|---|---|---|
| | | количество клеток | доля таких клеток, % |
| Эпидермис | 1169 | 25 | 2.14 |
| Экзодерма | 1238 | 30 | 2.42 |
| I ряд коры | 1552 | 20 | 1.29 |
| II ряд коры | 1756 | 22 | 1.25 |
| III ряд коры | 1917 | 19 | 0.99 |
| Эндодерма | 1707 | 18 | 1.05 |
| Итого | 9339 | 134 | 1.43 |

Из табл. 9 видно, что имеется тенденция к уменьшению частоты встречаемости клеток, длина которых хотя бы на 1 мкм достоверно превышала критическую длину делящихся клеток от периферии корня к его центру. Встречаемость клеток, «перешагнувших» критический размер, вдоль меристемы показана в табл. 10.

ТАБЛИЦА 10

Частота встречаемости клеток, у которых длина превышает длину соседних делящихся клеток, вдоль меристемы корня

| Расстояние до клетки, «перешагнувшей» размер делящейся ткани ($N_{кл.}$) | Эпидермис | Экзодерма | I ряд коры | II ряд коры | III ряд коры | Эндодерма | По всем тканям |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1—5 | 4 | 6 | 2 | 1 | 4 | 2 | 19 |
| 6—10 | 1 | 1 | — | 1 | 1 | 3 | 7 |
| 11—15 | 3 | 2 | 4 | — | — | 2 | 11 |
| 16—20 | 8 | 6 | 1 | 2 | — | 1 | 18 |
| 21—25 | 4 | 4 | 2 | — | — | 2 | 12 |
| 26—30 | 1 | 5 | 1 | 1 | 4 | 3 | 15 |
| 31—35 | 1 | 5 | 3 | 5 | — | — | 14 |
| 36—40 | 1 | — | 4 | — | 1 | — | 6 |
| 41—45 | 1 | 1 | — | 7 | 1 | 2 | 12 |
| 46—50 | — | — | 1 | 1 | 1 | — | 3 |
| 51—55 | 1 | — | 1 | 1 | 3 | 1 | 7 |
| 56—60 | — | — | 1 | — | — | 2 | 3 |
| 61—65 | — | — | — | 2 | 2 | — | 4 |
| 66—70 | — | — | — | — | 1 | — | 1 |
| 71—75 | — | — | — | 1 | — | — | 1 |
| 76—80 | — | — | — | — | 1 | — | 1 |

Клетки, превышающие по размеру делящиеся, равномерно распределены по всей длине меристемы, хотя в зоне падения митотического индекса наблюдается тенденция к уменьшению частоты встречаемости таких клеток. Вероятно, это снижение связано с уменьшением возможности выявить такие клетки, так как число делящихся клеток снижается. Иванов (1971) в корнях кукурузы тоже наблюдал равномерное распределение клеток, превышающих по размеру делящиеся. Однако не исключена возможность увеличения числа таких клеток в конце зоны меристемы (Балодис, Иванов, 1970).

Для подавляющего большинства клеток, превышающих размер делящихся, характерно, что время их жизни не превышало 0.26 $\bar{T}$ (табл. 11). Наибольшая разница составляла 0.54 $\bar{T}$. Следовательно, ни одна клетка в меристеме пшеницы в нормальных условиях не существует дольше одного клеточного цикла после того, как она достигла критического размера.

ТАБЛИЦА 11

Характеристика клеток, «перешагнувших» критический размер делящейся клетки в дерматогене и перибleme пшеницы

| Тип ткани | Частота встречаемости клеток, «перешагнувших» критический размер с разным отношением их длин к критическому размеру делящейся клетки (1.05—1.45) | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1.05 | 1.10 | 1.15 | 1.20 | 1.25 | 1.30 | 1.35 | 1.40 | 1.45 |
| Эпидермис | 8 | 2 | 7 | 3 | 2 | — | 2 | 1 | — |
| Экзодерма | 4 | 4 | 7 | 4 | 6 | 1 | 2 | 1 | 1 |
| I ряд коры | 6 | 4 | 6 | 3 | — | 1 | — | — | — |
| II ряд коры | 4 | 12 | 3 | 2 | — | — | 1 | — | — |
| III ряд коры | 9 | 1 | 2 | 6 | — | 1 | — | — | — |
| Эндодерма | 8 | 5 | 2 | 2 | — | 1 | — | — | — |
| Итого | 39 | 28 | 27 | 20 | 8 | 4 | 5 | 2 | 1 |
| Время, прошедшее после достижения клеткой критического размера | 0.07 | 0.14 | 0.20 | 0.26 | 0.32 | 0.38 | 0.43 | 0.49 | 0.54 |

## Обсуждение

Анализ последовательности перехода сестринских клеток в митоз показал, что в перибleme пшеницы первой в митоз вступает, как правило, апикальная клетка. Сходные результаты были получены в коре корней кукурузы (Иванов, 1971). Однако в дерматогене корней пшеницы, в базальной половине меристемы, первой в митоз вступает базальная клетка. Это изменение в последовательности перехода в митоз сестринских клеток не связано с появлением скользящего роста, а есть следствие неравного деления, при котором, как правило, большей клеткой оказывается базальная, в результате начала дифференциации клеток на трихобласты и атрихобласты (Sinnot, Bloch, 1939; Goodwin, Avers, 1956, и др.).

Таким образом, в дерматогене и перибleme корней пшеницы, как правило, первой в митоз вступает бо́льшая клетка. Вторая сестринская клетка вступает в митоз после того, как она достигнет размера, при котором начала делиться первая клетка.

Анализ пар с двумя делящимися клетками в перибleme показал, что апикальная клетка чаще всего вступает в митоз раньше, чем базальная клетка, причем ее критический размер, необходимый для вступления в митоз, по-видимому, несколько меньший. Этой закономерностью, вероятно, можно объяснить отклонение от ожидаемой частоты вступления апикальных клеток в митоз для пар и троек клеток в перибleme, равной 35.25% (табл. 1) до 52.59% в просмотренном материале (табл. 2, б).

В дерматогене и перибleme корней пшеницы практически все клетки переходят к митозу. Так, например, из 9339 клеток всех тканей только

134 клетки имели длину, превышающую длину делящихся клеток на 1 мкм и более, что составляет всего 1.43% от общего числа клеток. Кроме того, время жизни этих клеток после того, как они достигли размера, при котором делятся соседние клетки, не превышает половины средней длительности митотического цикла для всех тканей. Среднее значение времени жизни составляло $0.19\bar{T}$.

В меристеме корня пшеницы почти все клетки вступают в митоз, достигнув определенного критического размера. Однако время, затраченное сестринскими клетками для этого, различно в связи с тем, что материнская клетка делится чаще всего на неравные части. Среднее значение различий по продолжительности митотических циклов сестринских клеток составляло $0.21\bar{T}$. Три способа оценки этих различий дали близкие результаты. Для всех рядов периблемы, за исключением экзодермы, различия не превышали продолжительности одного клеточного цикла. Различие сестринских клеток по продолжительности митотических циклов в коре кончика корня кукурузы составляло около 30% от средней продолжительности цикла (Иванов, 1971). На других объектах, в частности в культуре ткани Hela, с помощью непосредственного наблюдения (Froese, 1964) и в эпителии роговицы мышей (Груздев, Свищев, 1969) тоже обнаружены различия в длительности митотических циклов сестринских клеток. Однако эти различия меньше, чем данные для растительных объектов.

Таким образом, сестринские клетки будут находиться в митозе одновременно, если их различие по длительности митотических циклов не превышает длительности митоза.

В просмотренном материале обнаружено 28% случаев, когда обе сестринские клетки находились в митозе (табл. 2, б), что весьма близко совпадает с той величиной, которую можно было ожидать, исходя из анализа длин сестринских клеток. Однако при случайном распределении митозов и отсутствии синхронности в прохождении клетками митотического цикла вероятность обнаружения одновременного деления двух сестринских клеток среди пар, в которых делилась хотя бы одна клетка, была бы равна митотическому индексу, т. е. в нашем случае 0.05—0.07 (Иванов, 1971). Степень же синхронности делений сестринских клеток периблемы, имеющих равные длины, колебалась от 0.59 до 0.68 и равнялась нулю в тех случаях, когда отношение большей клетки к меньшей превышало 1.5. В среднем эта величина составляла 0.28. Следовательно, наши данные подтверждают вывод Иванова об определенной синхронности делений сестринских клеток, которая зависит от равномерности деления материнской клетки. Эта синхронность делений практически исчезает через два митотических цикла.

Таким образом, различие сестринских клеток по длительности митотического цикла обусловлено неравным делением материнской клетки, в результате которого образуется клетка, имеющая больший размер и содержащая большее количество или большую концентрацию различных веществ в ее цитоплазме, чем сестринская клетка. Ввиду того что в кончике корня во время роста отсутствует скользящий рост, бо̀льшая клетка быстрее достигнет критической массы, необходимой ей для вступления в митоз и завершения митотического цикла. Преимущество апикальной клетки в момент формирования сестринских клеток, обнаруженное рядом авторов и нами, а также ее некоторое преимущество в момент вступления клеток в митоз, требует дальнейших исследований.

В заключение статьи автор благодарит В. Б. Иванова за руководство работой.

## ЛИТЕРАТУРА

Балодис В. А., В. Б. Иванов. (1970). Изучение размножения клеток в корнях при переходе от меристемы к зоне растяжения. Цитология, 12, 8 : 983—992.— Груздев Г. П., Г. М. Свищев. (1969). Исследование механизма дифференциации клеток в обновляющихся тканях по распределению митозов. Ж. общ. биол., 30, 2 : 201—207. — Иванов В. Б. (1970). Взаимодействие клеток в растущей части корня.

В сб.: Межклеточные взаимодействия в дифференцировке и росте. — И в а н о в. В. Б. (1971). Критический размер и переход клетки к делению. Сообщение 1. Последовательность перехода к митозу сестринских клеток в кончике корня проростка кукурузы. Онтогенез, 2, 5 : 524—535. — И в а н о в В. Б. (1974). Клеточные основы роста растений. — С е й т х о ж а е в А. И. (1971). Исследование митотических циклов в первичных корешках у диплоидной и тетраплоидной гречихи. Цитология, 13, 1 : 62—68. — D a v i d s o n D. (1972). Morphogenesis of primordia of lateral roots. Adv. Exptl. Med. a. Biol., 18 : 165—185. — F r o e s e G. (1964). The distribution and interdependence of generation times of Hela cells. Exptl. Cell Res., 35, 2 : 415—419. — G o o d w i n R. H., C. J. A v e r s (1956). Studies on roots, III. An analysis of root growth in *Phleum pratense* using photomicrographic records. Amer. J. Bot., 43, 7 : 479—487. — H o f f m a n J. G. (1949). Theory of the mitotic index and its application to tissue growth measurement. Bull. Math. Biophys., 11, 2 : 139—144. — L u x o v a M., A. M u r i n a. (1973). The extent and differences in mitotic activity of the root tip of *Vicia faba* L. Biol. plant., 15, 1 : 37—43. — R a s c h R. W., E. M. R a s c h, J. W. W o o d a r d. (1967). Heterogeneity of nuclear populations in root meristems. Caryologia, 20, 1 : 87—100. — S i n n o t E. W., R. B l o c h. (1939). Changes in intercellular relationships during the growth and differentiation of living plant tissues. Amer. J. Bot., 26, 8 : 625—634. — W a g n e r N. (1930). Über die Mitosenverteilung im Meristem der Wurzelspitzen. Planta, 10, 1 : 1—27. — W e s b e r P. L., D. D a v i d s o n. (1968). Evidence from thymidine-$^3$H-labelled meristems of *Vicia faba* of two cell populations. J. Cell. Biol., 39, 2 : 332—338.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Поступило 23 VII 1974.

---

SUMMARY

The article describes the transition of sister cells into mitosis dependent on the ratio of sister cells' lengths at the moment of their formation. As the result of unequal cell division, as a rule, it is the apical cell that becomes the larger one; it is the first to enter the mitosis too. Almost all the cells enter mitosis having reached a certain critical size. None of the cells have been found to survive more that one everage mitotic cycle alfer reaching this size.

---

# МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 632.937.2 : 581.524

Л. П. Рысин, Т. Н. Казанцева

## МЕТОД ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННОГО АНАЛИЗА В ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

L. P. RYSSIN, T. N. KASANTZEWA. THE METHOD OF COENOPOPULATION ANALYSIS IN GEOBOTANICAL RESEARCH

**В статье сообщаются некоторые результаты ценопопуляционного анализа трех типов сосновых лесов, занимающих значительные площади в юго-западной части озерной Мещеры. Сделана попытка выполнить ценопопуляционный анализ применительно к ценозу в целом, а кроме того, сделать его методом, применимым не только при длительных стационарных, но и при маршрутных исследованиях. Проведенные наблюдения свидетельствуют о большой продуктивности этого метода для геоботанических исследований.**

Многими геоботаниками в настоящее время положительно оценивается идея ценопопуляционного анализа растительных ценозов, выдвинутая Т. А. Работновым в 1945 г., но только в последнее десятилетие получившая широкое распространение; в одной из своих последних работ эту идею высоко оценил А. П. Шенников (1964).

Схема ценопопуляционного анализа, предложенная Работновым, была позднее несколько детализирована (Работнов, 1950а), но суть ее осталась прежней: при изучении того или иного ценоза следует определить типы популяций для всех видов, которые входят в его состав. Устанавливалось три типа популяций: инвазионный, нормальный и регрессивный. Вид представлен популяциями инвазионного типа, если он в данном ценозе находится в процессе вселения. Популяции нормального типа, согласно Работнову, имеют виды, проходящие полностью свой большой жизненный цикл. К популяциям регрессивного типа предлагалось относить популяции видов, не завершающих этот цикл и, следовательно, обреченных на постепенное исчезновение. При таком подходе «тип популяции характеризует позицию и жизнеспособность вида в среде данного фитоценоза, а количественные соотношения между видами с различным типом популяций позволяют выяснить прошлые фазы развития фитоценоза и перспективы его дальнейшего развития». (Шенников, 1964 : 110).

Во избежание возможных недоразумений, В. В. Петровский (1961) и А. А. Корчагин (1964, 1966) предложили называть совокупность особей вида, произрастающих в одном сообществе «ценопопуляцией», и с этим предложением нельзя не согласиться, сохранив представление о «популяции» как наборе биотипов данного вида, свойственном определенному типу условий местообитания и занимающем определенную территорию, обособленную от территорий, занятых другими популяциями того же вида. Таким образом, по своему объему ценопопуляция меньше популяции.

Работнов (1949а, 1950а, 1956, 1969) убедительно показал важность изучения жизненного цикла отдельных видов, продемонстрировав это положение на примере борщевика сибирского, лютиков едкого и золотистого и ряда других видов. Им сформулированы и применены на практике принципы выявления возрастного состава ценопопуляций (1946а,б, 1947, 1949а,б, 1950б, 1960 и др.), получившие дальнейшее развитие в работах коллектива, возглавлявшегося А. А. Урановым. Общее направление этих исследований Уранов (1967) определил как популяционно-онтогенетическое; в качестве основной задачи им ставится выяснение морфологических особенностей вида на разных возрастных стадиях — вплоть до завершения онтогенеза, с последующим изучением возрастного состава видовых популяций по схеме Работнова. По несколько иному пути идут представители эволюционно-морфогенетического направления, исследующие морфогенез различных жизненных форм с целью познания их эволюции.

К настоящему времени мы располагаем более или менее обстоятельными характеристиками «больших жизненных циклов» уже для довольно большого числа видов: *Empetrum nigrum* L. (Антонова, 1971), *Lagochilus schugnanicus* Knorr. (Благовещенская, 1972), *Senecio platyphylloides* Somm. et Lev. (Бородина, 1968), *Dactylis glomerata* L. (Егорова, 1972а), *Festuca pratensis* Huds. (Ермакова, 1968а,б), *Deschampsia caespitosa* P. B. (Жукова, 1961), *Trifolium ambiguum* Bieb. (Донскова, 1968), *Agrostis syreistschikowii* P. Smirn. (Курченко, 1972), *Carex pachystylis* Gay (Ломакина, 1972), *Astragalus macropodium* Lipsky (Михайлова, 1972), *Heracleum sibiricum* L. (Работнов, 1956), *Ranunculus acris* L., *R. auricomus* L. (Работнов, 1957), *Bromus inermis* Leyss. (Серебрякова, 1964), *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop., *Scilla sibirica* Andr., *Corydalis marschalliana* (Pall.) Pers., *C. halleri* Willd. (Смирнова, 1967, 1968а), *Galeobdolon luteum* Huds. (Шик, 1953; Смирнова, Торопова, 1972), *Viola mirabilis* L. (Смирнова, Кагарлицкая, 1972), *Anemone ranunculoides* L., *A. nemorosa* L. (Старостенкова, 1971), *Colchicum speciosum* Stev. (Шорина, 1967), *Galanthus woronowii* Los. (Шорина, Просвирнина, 1971). *Centaurea scabiosa* L. (Былова, 1968), *Hedysárum fruticosum* Pall. (Гатцук, 1967), *Alopecurus vaginatus* Pall. (Курченко, 1967) и ряда других, в том числе и некоторых древесных пород: *Fraxinus excelsior* L. (Заугольнова, 1968), *Abies sibirica* Ledeb. (Нухимовская, 1971). Как видно из приведенного выше перечня, большинство работ было выполнено в течение последнего десятилетия, хотя результаты первого подобного исследования были опубликованы свыше 30 лет назад (Пошкурлат, 1941). Многие статьи посвящены характеристике возрастного состава отдельных популяций и его изменчивости и динамике в связи с различными факторами (Жукова, 1967, 1972; Ермакова, 1968а, 1972а,б; Смирнова, 1968б; Шорина, 1968; Донскова, 1969; Кирсанов, 1970; Уранов и др., 1970; Заугольнова, 1971, 1972; Работнов, Саурина, 1971; Тюлин, 1971; Борисова, Попова, 1972; Давидюк, 1972; Егорова, 1972а,б; Матвеев, 1972; Саурина, 1972, и др.). Хотя такого рода исследования очень трудоемки и требуют большой затраты сил и времени, они дают столь интересные и ценные результаты, что, несомненно, должны продолжаться и впредь. Однако во всех этих работах основным объектом исследования был вид, а сами исследования были рассчитаны на несколько лет и имели в первую очередь стационарный характер. Но можно ли выполнить ценопопуляционный анализ применительно к ценозу в целом, а кроме того, сделать его рабочим методом, доступным каждому достаточно подготовленному геоботанику и применимым не только при длительных стационарных, но и при полустационарных и даже маршрутных исследованиях? Считаем, что результаты проведенных нами наблюдений позволяют ответить на эти вопросы положительно.

Несколько лет назад (Рысин, Рысина, 1966) мы попытались осуществить популяционный анализ четырех лесных фитоценозов: сосняка лещинового чернично-разнотравного, сосняка с дубом лещинового чернично-разнотравного, липняка волосистоосокового и дубняка лещинового

широкотравно-волосистоосокового. Определение типов ценопопуляций основывалось на наблюдениях за развитием растений как в естественных, так и в искусственным путем измененных условиях (снятие корневой конкуренции, существенное изменение светового режима, удаление подстилки и т. д.). Полученные данные позволили сделать вывод, что в обоих типах сложных сосняков сосна имеет ценопопуляции регрессивного типа и при невмешательстве человека обречена на постепенную замену широколиственными породами. Напротив, в липняке и дубняке породы-эдификаторы имеют ценопопуляции нормального типа, что сохраняет за ними господствующее положение в течение неопределенно длительного времени; несмотря на то что и тот и другой ценоз являются производными от широколиственно-еловых лесов, ожидать естественного восстановления коренной растительности здесь не приходится.

Изучая типы сосновых лесов Мещерской низменности, мы вновь обратились к методу ценопопуляционного анализа, существенно расширив принятую ранее программу наблюдений, прежде всего за счет определений возрастных спектров для большинства видов, входящих в состав исследуемых ценозов. Сохранив в основном схему популяционного анализа в том виде, как она была предложена Работновым (1945, 1950), мы вместе с тем посчитали целесообразным сделать некоторые дополнения. Прежде всего мы считаем, что к группе ценопопуляций нормального типа следует относить и те виды, у которых генеративное размножение подавлено, но достаточно успешно идет возобновление вегетативное, что обеспечивает по меньшей мере простое воспроизводство ценопопуляции в целом. В качестве примеров можно привести *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L. и целый ряд других видов, особи которых отличаются большой подвижностью. О. В. Смирнова (1967), изучая онтогенез сныти обыкновенной и осоки волосистой, пришла к выводу, что вегетативное размножение тормозит старение клона. Е. И. Курченко (1972), исследовавшая особенности развития полевицы Сырейщикова в условиях плотного задернения, считает, что при отсутствии семенного размножения очень длительным процессом может быть размножение вегетативное (ценопопуляция полевицы Сырейщикова на некосимых участках Курской степи, где семенное размножение этого вида отсутствует совершенно, благодаря вегетативному возобновлению поддерживалась около 30 лет; на косимых и выпасаемых участках, где периодически создаются условия для выживания хотя бы небольшого количества проростков, ценопопуляция полевицы может существовать в течение неопределенно длительного времени).

Помимо трех основных типов ценопопуляций нами был выделен еще один, который мы назвали инвазионно-регрессивным. В конечном итоге схема ценопопуляционного анализа приобрела следующий вид.

I. Ценопопуляции инвазионного типа — вид находится в процессе вселения и пока еще не завершает в данном ценозе полного цикла своего развития (И).

1) Ценопопуляция состоит из семян, занесенных извне, причем в данных условиях они не могут прорасти ($И_1$).

2) Ценопопуляция состоит из семян и всходов ($И_2$).

3) Ценопопуляция состоит из жизнеспособных семян, всходов, имматурных и молодых вегетативных растений ($И_3$).

II. Ценопопуляции нормального типа — вид полностью завершает свой большой жизненный цикл или же достаточно успешно возобновляется вегетативным путем, что обеспечивает длительное сохранение ценопопуляции (Н).

1) Ценопопуляции однолетников, состоящие из жизнеспособных семян и генеративных особей ($Н_1$).

2) Ценопопуляции многолетников, находящихся в условиях произрастания, оптимальных для семенного размножения ($Н_2$).

3) Ценопопуляции многолетников, находящихся в средних для семенного размножения условиях местопроизрастания; число взрослых веге-

тативных особей, как правило, более или менее равно числу особей генеративных ($H_3$).

4) Ценопопуляции многолетников, находящихся в условиях малоблагоприятных для семенного размножения; количество генеративных особей неизменно намного ниже числа особей вегетативных ($H_4$).

5) Ценопопуляции многолетников, нормально проходящих цикл своего развития вплоть до образования семян и диссеминации, но с практически отсутствующим семенным возобновлением; воспроизводство и сохранение ценопопуляции поддерживается интенсивным вегетативным размножением и расселением растений ($H_5$).

III. Ценопопуляции регрессивного типа — к ним относятся виды, у которых подавлено или отсутствует и генеративное, и вегетативное размножение, в результате численность особей постепенно сокращается (Р).

1) В составе ценопопуляции есть плодоносящие особи, но появляющиеся проростки в скором времени погибают и молодые вегетативные растения (у древесных пород — жизнеспособный подрост) отсутствуют ($P_1$).

2) В составе ценопопуляции есть цветущие особи, но они не плодоносят ($P_2$).

3) Растения, составляющие ценопопуляцию, утратили способность цвести и только вегетируют ($P_3$).

4) Растения, слагающие ценопопуляцию, находятся в анабиотическом состоянии или представлены семенами, погребенными в почве, но сохраняющими жизнеспособность ($P_4$).

IV. Ценопопуляции инвазионно-регрессивного типа — их составляют растения, появляющиеся в ценозе за счет регулярно или периодически заносимых извне семян, но уже в первые годы жизни обнаруживающие признаки более или менее значительного угнетения. В таком состоянии они могут оставаться в течение длительного времени, а затем погибают, не оставляя потомства (И-Р).

1) Растения живут только в течение одного периода вегетации, обычно оставаясь в пределах возрастной группы «всходы» (И-$P_1$).

2) Растения живут в течение более длительного периода (И-$P_2$).

Для того чтобы установить тип ценопопуляции того или иного вида, зачастую желательно определить ее возрастной спектр, т. е. процентное соотношение всходов, ювенильных, имматурных, молодых вегетативных, взрослых вегетативных, генеративных и, наконец, сенильных растений. Однако решение этой задачи не должно превращаться в самоцель, особенно при полустационарных и маршрутных наблюдениях. С одной стороны, ценопопуляция вида в пределах исследуемого участка может быть представлена лишь немногими особями, и тогда приходится делать заключение о типе ценопопуляции данного вида, руководствуясь возрастным состоянием и характером развития лишь этих немногих растений. С другой стороны, с нашей точки зрения, вряд ли имеет смысл стремиться к определению возрастных спектров для ряда корневищных видов, отличающихся большой подвижностью. Возьмем в качестве примера *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, часто встречающийся в разреженных сосняках на относительно сухих и бедных песчаных почвах. Как правило, этот вид имеет довольно высокое обилие, разрастаясь особенно интенсивно в «вейниковых» парцеллах. Его корневища, имея многометровую длину, часто ветвятся, образуя чрезвычайно сложную и запутанную систему; вглубь корни уходят на 1.5 м и более. Под пологом леса вейник представлен главным образом вегетативными побегами, но в «окнах» очень много побегов генеративных. Раскопка корневищ обнаруживает, что растут они быстро и энергично, в результате чего вейник быстро расселяется по площади, несмотря на то что семенное возобновление этого вида практически отсутствует (нам не удалось обнаружить ни всходов, ни имматурных растений). Конечно, при желании можно было бы определить

возрастной спектр ценопопуляции и этого вида, но если, с одной стороны, представить колоссальный объем работы, которая для этого потребовалась бы, а с другой — совершенно очевидный результат (вейник наземный в лесах такого рода несомненно имеет ценопопуляции нормального типа), то эта работа в данном случае представляется просто нецелесообразной. Таким образом, мы считаем, что при проведении ценопопуляционного анализа сообществ устанавливать возрастные спектры для отдельных видов следует только тогда, если трудно или невозможно определить типы их ценопопуляций иным способом.

При ценопопуляционном анализе сосновых лесов Мещерской низменности возрастные спектры были определены нами примерно для половины видов. Для того чтобы научиться «узнавать в лицо» возрастную категорию особей разных видов, на специально отобранных участках в стороне от пробных площадей мы выкопали большое число растений и в пределах каждого вида «рассортировали» их по основным возрастным группам, выделив всходы, ювенильные, имматурные, молодые вегетативные, взрослые вегетативные, генеративные и сенильные растения. Описания растений, взятых в качестве эталонов, сопровождались гербаризацией и зарисовками.

При наличии некоторого навыка определение возрастного состояния той или иной особи, т. е. отнесение ее к одной из вышеназванных возрастных групп, обычно не является задачей очень сложной. Чаще бывает гораздо труднее ответить на другой вопрос — что принимать за особь? Этот вопрос относительно легко решается тогда, когда у растений отсутствует вегетативное размножение и особи явственно отграничены друг от друга. Значительно сложнее решить его в тех случаях, когда речь идет о длиннокорневищных растениях, отличающихся большой подвижностью; у этих видов за особь принимается система парциальных кустов, связанных между собой подземными побегами, физически обособленная и обладающая собственной корневой системой (Снаговская, 1965; Смирнова, 1967). Но есть немалое число видов, у которых первичная особь со временем распадается на вторичные особи, физически изолированные друг от друга и обладающие автономными корневыми системами. И первичные, и вторичные особи поддерживают свое существование за счет собственного обмена, но первые представляют собой полностью то, что развилось из зародыша, а вторые — только фрагментарные части этого единства (Уранов и др., 1970). Задача осложняется тем, что только в ряде случаев мы можем достаточно уверенно, основываясь на пространственной близости вторичных особей, говорить об их прежнем единстве и общности происхождения; нередко решить этот вопрос вообще не удается.

Поэтому предлагается (Уранов и др., 1970) использовать две системы учета численности: с одной стороны, подсчитываются только первичные особи (группа вторичных особей, возникших в результате распада прежде целостной дерновины, принимается за единицу), а с другой — за единицу считается каждая особь, в том числе и вторичная. Такая двойственность учета вызывает ряд сложностей, но тем не менее избавиться от нее, по-видимому, невозможно.

Ниже сообщаются некоторые результаты ценопопуляционного анализа трех типов сосновых лесов, занимающих большие площади в юго-западной части озерной Мещеры. Сосняк зеленомошно-лишайниковый формируется на песчаных всхолмлениях. На выровненных участках его сменяет сосняк редкотравно-лишайниково-зеленомошный. В обоих случаях почвы слабоподзолистые песчаные, на мощных древнеаллювиальных песках, с очень низким (обычно менее 2%) содержанием глинистых частиц. Третий тип, сосняк наземновейниково-редкотравно-зеленомошный, встречается в почти аналогичных условиях рельефа, но почвенно-грунтовые условия здесь иные: на глубине около 3 м обнаруживаются супесчано-суглинистые прослои и линзы, служащие временным водоупором, что заметно отражается на гидрологическом режиме этих местообитаний. Вместе с тем несколько возрастает богатство почвы элементами питания.

Растительность реагирует на эти изменения лучшим ростом сосны (из II—III класса бонитета она переходит в I класс), заметным обогащением видового состава травяного яруса и увеличением мощности мохового покрова, в котором доминируют зеленые мхи. Общим признаком всех трех типов леса является простота структуры как вертикальной, так и горизонтальной.

Полученные нами результаты сведены воедино в таблице. Условными индексами обозначены типы ценопопуляций отдельных видов. Сосна во всех трех типах леса имеет ценопопуляции нормального типа, что свидетельствует о прочности занимаемых ею позиций. Что же касается двух других древесных пород, входящих главным образом в состав подроста, то ценопопуляция осины (*Populus tremula*) — регрессивного типа, а ценопопуляция дуба (*Quercus robur*) — инвазионно-регрессивного типа. Жёлуди дуба заносятся птицами, прорастают, но появившийся подрост в течение длительного времени остается в состоянии «торчков», а затем отмирает.

**Типы ценопопуляций в сосновых лесах юго-западной части Мещерской низменности**
(I — сосняк наземновейниково-редкотравно-зеленомошный,
II — сосняк редкотравно-лишайниково-зеленомошный,
III — сосняк зеленомошно-лишайниковый) [1]

| Вид | Типы леса | | |
|---|---|---|---|
| | I | II | III |
| *Pinus sylvestris* | Н | Н | Н |
| *Populus tremula* | Р$_3$ | — | — |
| *Quercus robur* | И-Р$_2$ | — | И-Р$_2$ |
| *Cytisus ruthenicus* | Р$_3$ | Р$_3$ | Р$_3$ |
| *Frangula alnus* | И-Р$_2$ | И-Р$_2$ | И-Р$_2$ |
| *Juniperus communis* | Н$_3$ | Н | Н |
| *Salix rosmarinifolia* | | — | — |
| *Sorbus aucuparia* | И-Р$_2$ | И-Р$_2$ | И-Р$_2$ |
| *Achillea millefolium* | Р$_3$ | Р$_3$ | — |
| *Achyrophorus maculatus* | Н | — | — |
| *Agrostis tenuis* | Н$_5$ | Н$_5$ | Н$_5$ |
| *Antennaria dioica* | Н$_5$ | Н$_5$ | Н$_5$ |
| *Anthoxanthum odoratum* | Н$_5$ | — | — |
| *Calamagrostis arundinacea* | Н$_5$ | Н$_5$ | И-Р$_2$ |
| *C. epigeios* | Н$_5$ | Н$_5$ | Н$_5$ |
| *Calluna vulgaris* | Н$_5$ | Н$_5$ | Н$_5$ |
| *Campanula persicifolia* | Н$_5$ | — | — |
| *C. rotundifolia* | Н$_5$ | — | Н$_5$ |
| *Carex ericetorum* | Н$_3$ | Н$_3$ | Н$_2$ |
| *C. vaginata* | Н$_5$ | — | — |
| *Chamaenerion angustifolium* | Н$_5$ | — | — |
| *Chimaphila umbellata* | Н$_5$ | Н$_5$ | — |
| *Convallaria majalis* | Н$_5$ | Н$_5$ | Н$_5$ |
| *Cynanchum vincetoxicum* | — | — | Р$_5$ |
| *Dianthus arenarius* | Р$_2$ | Р$_3$ | Н$_5$ |
| *D. borbasii* | Р$_3$ | — | Н$_5$ |
| *D. fischeri* | Р$_3$ | — | — |
| *Dracocephalum ruyschiana* | Н | — | — |
| *Galium verum* | Н$_5$ | — | — |

| Вид | Типы леса | | |
|---|---|---|---|
| | I | II | III |
| *Genista tinctoria* | Р$_3$ | Р$_3$ | — |
| *Geranium sanguineum* | Р$_3$ | — | — |
| *Hieracium pilosella* | Н$_5$ | — | Н$_5$ |
| *H. pratense* | — | Н | — |
| *H. umbellatum* | Н | Н | Н$_4$ |
| *Hypericum perforatum* | — | Р$_3$ | — |
| *Koeleria glauca* | Н$_2$ | Р$_1$ | Р$_1$ |
| *Leucanthemum vulgare* | Н | — | — |
| *Linaria vulgaris* | Н$_5$ | И-Р$_2$ | И-Р$_2$ |
| *Luzula campestris* | Н | — | — |
| *L. pilosa* | Н | — | — |
| *Lycopodium clavatum* | Н$_5$ | — | — |
| *Majanthemum bifolium* | — | — | И-Р$_2$ |
| *Melampyrum pratense* | Н$_1$ | Н$_1$ | Н$_1$ |
| *Molinia coerulea* | Н | — | — |
| *Nardus stricta* | Н$_5$ | — | — |
| *Pimpinella saxifraga* | Н$_4$ | — | — |
| *Polygonatum officinale* | Н$_5$ | — | Н$_5$ |
| *Pulsatilla patens* | Н$_3$ | Н$_4$ | Р$_3$ |
| *Ramischia secunda* | Н$_5$ | Н$_5$ | Н$_5$ |
| *Rubus saxatilis* | Н$_5$ | — | — |
| *Rumex acetosella* | Н$_2$ | Н$_2$ | Н$_2$ |
| *Scorzonera humilis* | Н | — | — |
| *Sedum telephium* | Н$_3$ | — | — |
| *Silene nutans* | Н$_5$ | — | — |
| *Solidago virg-aurea* | Н$_3$ | Н$_4$ | Н$_4$ |
| *Trientalis europaea* | Н$_5$ | — | — |
| *Trifolium montanum* | Н | — | — |
| *Veronica chamaedrys* | Н | — | — |
| *V. incana* | Н$_3$ | Н | — |
| *Veronica officinalis* | Н$_5$ | Н$_4$ | — |
| *Viola arenaria* | Н$_4$ | — | — |
| *V. canina* | Н$_3$ | Н | — |
| *V. incana* | — | — | Н$_4$ |
| *Viscaria viscosa* | Н | Н | — |

Из пяти видов, встречающихся в составе подлеска, только *Juniperus communis* занимает достаточно устойчивое положение, имея ценопопуляцию нормального типа. Относительно часто встречается *Cytisus ruthenicus*,

[1] Названия растений даны по «Определителю растений Московской области» (Ворошилов и др., 1966).

но он представлен почти исключительно сенильными особями. Кстати, уже только один этот факт позволяет утверждать, что даже в молодости эти древостои не были высокосомкнутыми. Так же как и дуб, *Frangula alnus* и *Sorbus aucuparia* имеют ценопопуляции инвазионно-регрессивного

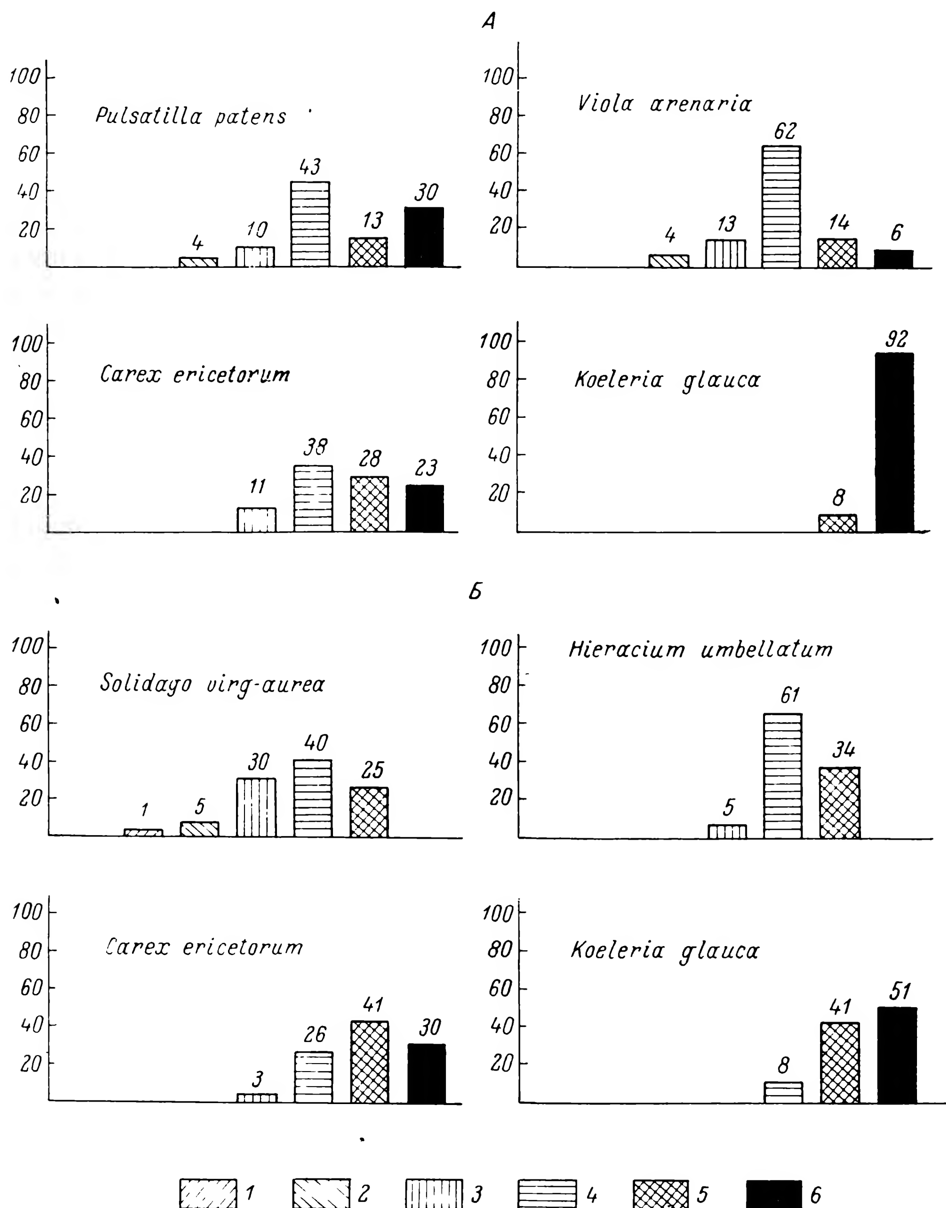



Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций некоторых видов растений в сосняке редкотравно-лишайниково-зеленомошном (*А*) и в сосняке зеленомошно-лишайниковом (*Б*).

1 — ювенильные растения, 2 — имматурные, 3 — молодые вегетативные, 4 — взрослые вегетативные, 5 — генеративные, 6 — сенильные растения.

типа. Подавляющее большинство травянистых видов принадлежит к группе ценопопуляций нормального типа, что свидетельствует об относительной устойчивости этого яруса. Однако некоторые виды постепенно выпадут из его состава. В сосняке наземновейниково-редкотравно-зеленомошном к их числу относятся *Achillea millefolium*, *Dianthus arenarius*, *D. borbasii*, *D. fischeri*, *Geranium sanguineum*. Эти виды, подобно ракитнику, хорошо чувствуют себя на открытых участках, имея в этих условиях ценопопу-

ляции нормального типа, но по мере увеличения сомкнутости древесного полога и возрастающего затенения начинают постепенно исчезать.

В разных типах леса один и тот же вид может иметь ценопопуляции различных типов. Например, *Calamagrostis arundinacea* имеет в сосняке

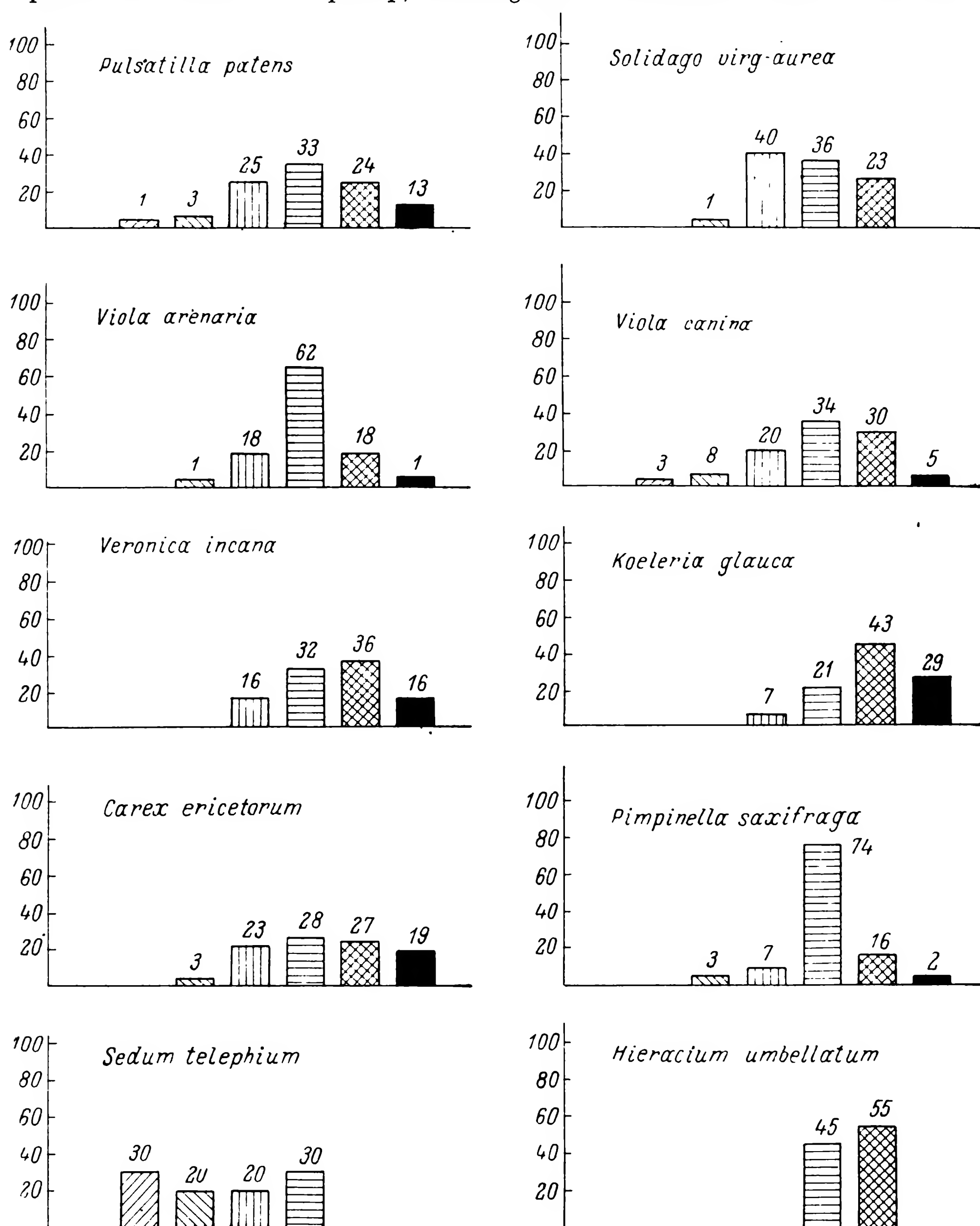



Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций некоторых видов растений в сосняке вейниково-редкотравно-зеленомошном.

Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

зеленомошно-лишайниковом ценопопуляцию инвазионно-регрессивного типа, а в двух других типах сосняков — ценопопуляции нормального типа. То же самое можно сказать и о *Pulsatilla patens*. Напротив, *Dianthus arenarius* и *D. borbasii* только в сосняке зеленомошно-лишайниковом имеют ценопопуляции нормального типа. Эти различия обусловлены в первую очередь спецификой фитосреды каждого типа леса, в частности, для сосняка зеленомошно-лишайникового характерна большая разреженность дре-

весного полога и наличие «окон» разных размеров, что позволяет сохраняться некоторым светолюбивым видам. В то же время сухость и бедность почвы в этом типе леса препятствует нормальному развитию многих видов, более требовательных к условиям существования. Проростки их периодически появляются, но спустя некоторое время погибают.

На рис. 1 и 2 показаны возрастные спектры ценопопуляций некоторых видов. Очевидно, что в большинстве случаев это ценопопуляции нормального типа с достаточно высоким удельным весом молодых особей. Ценопопуляция *Koeleria glauca* в сосняке редкотравно-лишайниково-зеленомошном безусловно регрессивного типа. Для нескольких видов определение возрастных спектров их ценопопуляций помимо названных типов леса было проведено и в других типах, и в культурах разного возраста. Такого рода наблюдения дают ценный материал для характеристики ряда эколого-морфологических особенностей вида.

Мы убеждены в большой перспективности метода ценопопуляционного анализа растительных сообществ. По-видимому, он еще будет меняться в некоторых деталях, постепенно совершенствуясь, но уже сейчас очевидны его большие преимущества и в изучении отдельных видов, и в исследовании ценозов. Представляется весьма желательным составление и издание справочного пособия с описаниями и рисунками особей разных возрастных групп хотя бы для наиболее распространенных и часто встречающихся видов. Не менее необходим атлас с описаниями и рисунками семян, он будет очень полезен при определении видовой принадлежности семян, находящихся в почве и также входящих в состав ценопопуляций. До сих пор не было сделано попыток разработать методику ценопопуляционного анализа для мхов и лишайников.

## ЛИТЕРАТУРА

Антонова В. И. (1971). Большой жизненный цикл вороники черной (*Empetrum nigrum* L. s. l.) в борах северной тайги. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 10. — Благовещенская С. Т. (1972). Большой жизненный цикл зайцегуба шугнанского (*Lagochilus schugnanicus* Knorr.) на Западном Памире. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 2. — Борисова И. В., Т. А. Попова. (1972). Динамика численности и возрастного состава ценопопуляций дерновинных злаков в пустынных степях Центрального Казахстана. Бот. ж., 57. 7. — Бородина А. П. (1968). Большой жизненный цикл плосколистного крестовника (*Senecio platyphylloides* Somm. et Lev.) в субальпийском поясе Западного Закавказья. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — Былова А. М. (1968). Онтогенез и возрастные группы василька шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.). В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Ворошилов В. Н., А. К. Скворцов, В. Н. Тихомиров. (1966). Определитель растений Московской области. — Гатцук Л. Е. (1967). Морфогенез копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при постоянном уровне песчаного субстрата. В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Давидюк Л. К. (1972). Численность и возрастной состав популяции *Aristolochia clematitis* L. в пойменных дубравах Горьковской области. В сб.: Растительность речных пойм. Тез. докл. I Всесоюзн. конф. Уфа. — Донскова А. А. (1968). Жизненный цикл клевера сходного (*Trifolium ambiguum* Bieb.) в условиях высокогорий Кавказа. Бюлл. МОИП, отд. биол., 4. — Донскова А. А. (1969). Численность и возрастные спектры популяций чистой заросли клевера сходного (*Trifolium ambiguum* Bieb.). Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 5. — Егорова В. Н. (1972а). Влияние экологических условий и антропогенных факторов на развитие дерновины, численность и строение возрастных спектров популяций ежи сборной. В сб.: Растительность речных пойм. Тез. докл. I Всес. конф. Уфа. — Егорова В. Н. (1972б). Влияние режима хозяйственного использования на численность и возрастной спектр популяций костра безостого. В сб.: Растительность речных пойм. Тез. докл. I Всес. конф. Уфа. — Ермакова И. М. (1968а). Признаки возрастных состояний луговой овсяницы. Уч. зап. Пермск. гос. пед. инст., 64. — Ермакова И. М. (1968б). О возрастных состояниях луговой овсяницы. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 7. — Ермакова И. М. (1968в). Изменение возрастного спектра популяций овсяницы луговой на пойменных лугах р. Угры Калужской области. В сб.: Материалы по динамике растительного покрова. — Ермакова И. М. (1972а). Погодичная изменчивость популяций луговой овсяницы на пойменных лугах реки Угры в Калужской области. В сб.: Растительность речных пойм. Тез. докл. I Всес. конф. Уфа. — Ермакова И. М. (1972б). Влияние антропогенного фактора на численность и возрастной состав популяции луговой овсяницы на пойменных лугах реки Угры Калужской области. В сб.: Растительность речных пойм. Тез. докл. I Всес. конф. Уфа. — Жукова Л. А. (1961). Особенности возрастных изменений луговика дернистого. В кн.: Морфогенез растений, 1. — Жукова Л. А. (1967). Изменение возрастного состава

популяций луговика дернистого (*Deschampsia caesnitosa* P. B.) под влиянием выпаса. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 8. — Жукова Л. А. (1972). Влияние климатических и антропогенных факторов на онтогенез и возрастной состав популяций луговика дернистого в поймах. В сб.: Растительность речных пойм. Тез. докл. I Всес. конф. Уфа. — Заугольнова Л. Б. (1968). Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Заугольнова Л. Б. (1971). Численность и возрастные спектры ценопопуляций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зон европейской части СССР. Бюлл. МОИП, отд. биол., 6. — Заугольнова Л. Б. (1972). Опыт применения количественного учета при анализе возрастных спектров в ценопопуляциях древесной породы (на примере ясеня обыкновенного). В сб.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. — Кирсанов В. А. (1970). Возрастной состав и возобновляемость ценопопуляций кедра сибирского в болотных лесах среднетаежного Зауралья. Экология, 6. — Корчагин А. А. (1964). Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. Полев. геобот., III. — Корчагин А. А. (1966). Значения внутривидового (популяционного) состава растительных сообществ при стационарных геоботанических исследованиях. Бот. ж., 51, 6. — Курченко Е. И. (1967). Развитие дерновины лисохвоста влагалищного (*Alopecurus vaginatus* Pall.) в горном Крыму. В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Курченко Е. И. (1972). Особенности развития полевицы Сырейщикова (*Agrostis syreistschikowii* P. Smirn.) в условиях плотного задернения. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 5. — Ломакина Г. А. (1972). Некоторые возрастные состояния осоки толстостолбиковой (*Carex pachystylis* Gay). Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — Матвеев А. Р. (1972). Применение количественного учета при изучении возрастной структуры и динамики популяций тимофеевки луговой. В сб.: Применение количественных методов при изучении возрастной структуры фитоценозов. — Михайлова Т. В. (1972). Побегообразование и жизненная форма *Astragalus macropodium* Lipsky. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 6. — Нухимовская Ю. Д. (1971). Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях Подмосковья. Бюлл. МОИП, отд. биол., 76, 2. — Петровский В. В. (1961). Синузии как формы совместного существования растений. Бот. ж., 46, 11. — Пошкурлат А. П. (1941). Строение и развитие дерновины чия. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., XXX. — Работнов Т. А. (1945). Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. ж., 30, 4. — Работнов Т. А. (1946а). Возрастной состав популяций некоторых пустынных растений. Усп. совр. биол., XXV, 3 (1). — Работнов Т. А. (1946б). Опыт определения возраста у травянистых растений. Бот. ж., 22, 5. — Работнов Т. А. (1947). Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений. Усп. совр. биол. XXVI, 4. — Работнов Т. А. (1949а). Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состава их популяций. Научно-метод. зап. Главн. упр. по заповедн., 12. — Работнов Т. А. (1949б). Возрастной состав популяций некоторых растений субальпийских лугов. В сб.: Вопросы кормодобывания, 2. — Работнов Т. А. (1950а). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Пробл. бот., 1. — Работнов Т. А. (1950б). Новые данные о длительности жизни и о возрастном составе популяций полукустарников и многолетних трав. Усп. совр. биол. XXIX, 1. — Работнов Т. А. (1956). О жизненном цикле борщевика сибирского. Бюлл. МОИП, отд. биол., 61, 2. — Работнов Т. А. (1957). Жизненный цикл лютиков едкого и золотистого. Бюлл. МОИП, отд. биол. 62, 6. — Работнов Т. А. (1960). Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений. В кн.: Полевая геоботаника, 2. — Работнов Т. А. (1969). Некоторые вопросы изучения ценотических популяций. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 1. — Работнов Т. А., Н. И. Саурина. (1971). Численность и возрастной спектр некоторых ценотических популяций лютиков *Ranunculus acris* L. и *R. auricomus* L. Бот. ж., 56, 4. — Рысин Л. П., Г. П. Рысина. (1966). Опыт популяционного анализа лесных сообществ. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, 4. — Саурина Н. И. (1972). Динамика численности и возрастного спектра некоторых ценопопуляций *Ranunculus acris* и *R. auricomus* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 5. — Серебрякова Т. И. (1964). Формирование куста и клона у костра безостого *Bromus inermis* Leyss. Бот. ж., 49, 1. — Смирнова О. В. (1967). Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.). В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Смирнова О. В. (1968а). Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травяного покрова дубрав. В сб.: Вопросы морфологии цветковых растений и строения их популяций. — Смирнова О. В. (1968б). Некоторые особенности жизненных циклов вегетативно-подвижных растений. Уч. зап. Пермск. гос. пед. инст., 64. — Смирнова О. В., Т. Н. Кагарлицкая. (1972). О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* L. Бот. ж., 57, 5. — Смирнова О. В., Н. А. Торопова. (1972). Большой жизненный цикл *Galeobdolon luteum* Huds. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 1. — Снаговская М. С. (1965). Морфологические особенности возрастных состояний желтой люцерны. Учен. зап. МГПИ, 212, Химия, ботаника, зоология и гистология. — Старостенкова М. М. (1971). Материалы к характеристике жизненного цикла ветреницы лютичной и ветреницы дубравной. Уч. зап. Моск. заочн. пед. инст., 29. — Тюлин С. Я. (1971). Некоторые данные о возрастном строении популяций черники в ельниках подзоны южной тайги. Растит. ресурсы, 7,4. — Уранов А. А., И. Н. Григорьева, В. Н. Его-

ова, И. М. Ермакова, А. Р. Матвеев. (1970). Изменчивость и динамика возрастных спектров некоторых луговых растений. Тр. МОИП, XXXVIII. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Шик М. М. (1953). Сезонное развитие травяного покрова дубравы. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., XXIII, 2. — Шорина Н. И. (1967). Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья. В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Шорина Н. И. (1968). Возрастные спектры и численность популяций безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья. В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Шорина Н. И., Е. А. Просвирнина. (1971). Особенности большого жизненного цикла подснежника Воронова (*Galanthus woronowii* Los.) в лесах Западного Закавказья. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 4.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
с. Успенское Московской области.

Получено 25 IV 1973.

---

УДК 517 : 581.581.143 : 581.45

**Б. Р. Васильев, И. П. Савинов, В. М. Шмидт**

# К МАТЕМАТИЧЕСКОМУ АНАЛИЗУ РОСТА ЛИСТЬЕВ. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФУНКЦИИ ГОМПЕРТЦА

B. R. VASILYEV, I. P. SAVINOV, V. M. SHMIDT. THE MATHEMATICAL ANALYSIS OF LEAF GROWTH. THE USAGE OF HOMPERTZ'S FUNCTION

В данной работе на примере роста листьев *Bryophyllum daigremontianum* Berger показывается применимость функции Гомпертца (Gompertz, 1825) для анализа ростовых процессов. Эта функция отличается от логистической своей асимметрией. Произведен теоретический анализ функции Гомпертца, разработан удобный алгоритм для необходимых расчетов и выведены простые формулы для вычисления основных параметров роста. На указанном объекте изучены особенности роста листьев в длину в пределах побега и влияние на рост различных доз азота в питательном растворе.

В предыдущих наших работах (Васильев и др., 1973, 1974а, б) было показано, что рост листьев нередко хорошо описывается математически с помощью логистической функции. Для этого случая нами был разработан соответствующий математический аппарат определения основных параметров роста и установлены главные фазы самого процесса.

Однако рост листьев не у всех растений подчиняется логистической закономерности. В ходе изучения развития *Bryophyllum daigremontianum* Berger выяснилось, что кривые роста листьев этого растения, будучи асимметричными, лучше соответствуют малоизвестной ботаникам функции Гомпертца (Gompertz, 1825), нежели логистической функции. До сих пор функция Гомпертца использовалась некоторыми исследователями лишь для анализа динамики популяций и народонаселения (см., например, обзоры: Medawar, 1945; Стрелер, 1964). В настоящей работе показывается применимость этой функции к анализу роста листьев у растений.

Растения *B. daigremontianum* выращивались в вегетационных домиках методом гидропоники на керамзито-песчаной смеси на растворах, содержащих 1/10 ($ПР_1$), 1/25 ($ПР_2$) и 1/50 ($ПР_3$) нормальной концентрации азота, а контрольные растения — на полном питательном растворе Кнопа (ППР).

Для сопоставления с материалом, изложенным в упомянутых выше наших прежних работах, обозначения всех параметров роста и применяющаяся терминология оставлены без изменения. С той же целью сохранена последовательность самого изложения.

Интересующая нас функция Гомпертца может быть записана в следующей, несколько отличающейся от авторской, форме:

$$y = \frac{A}{10^{10^{a+bx}}}, \tag{1}$$

ТАБЛИЦА 1

Алгоритм для расчета параметров кривой Гомпертца на примере 7-го листа *Bryophyllum daigremontianum*

| I. Эмпирические данные ($A = 242.5$) | | | | | | | | II. Расчет теоретической кривой | | | | | | III. Скорость и ускорение роста | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Дата | $x$ | $x^2$ | $y_э$ | $\frac{A}{y_э}$ | $\lg \frac{A}{y_э} = u$ | $\lg u = z$ | | $xz$ | $bx$ | $a + bx = z$ | | $u$ | $\frac{A}{y_т}$ | $y_т$ | $y'$ | $y''$ |
| 19 VI | | | | | | | | | −0.4680 | 0.4609 | | 2.890 | 776.2 | 0.31 | 0.1723 | 0.0807 |
| 24 VI | 18 | 324 | 4.0 | 60.6250 | 1.7826 | 0.2511 | | 4.5198 | −0.6480 | 0.2809 | | 1.909 | 81.10 | 2.99 | 1.0890 | 0.3064 |
| 28 VI | 22 | 484 | 8.0 | 30.3125 | 1.4815 | 0.1707 | | 3.7554 | −0.7920 | 0.1369 | | 1.371 | 23.50 | 10.32 | 2.6997 | 0.4824 |
| 2 VII | 26 | 676 | 20.0 | 12.1250 | 1.0837 | 0.0350 | | 0.9100 | −0.9360 | −0.0071 | $\bar{1}.9929$ | 0.9837 | 9.632 | 25.18 | 4.7263 | 0.4958 |
| 15 VII | 39 | 1521 | 128.0 | 1.8945 | 0.2775 | $\bar{1}.4433$ | −0.5567 | −21.7113 | −1.4040 | −0.4751 | $\bar{1}.5249$ | 0.3349 | 2.162 | 112.16 | 7.1670 | −0.1362 |
| 29 VII | 53 | 2809 | 183.5 | 1.3215 | 0.1210 | $\bar{1}.0828$ | −0.9172 | −48.6116 | −1.9080 | −0.9791 | $\bar{1}.0209$ | 0.1049 | 1.274 | 190.34 | 3.8258 | −0.2403 |
| 12 VIII | 67 | 4489 | 227.5 | 1.0659 | 0.0278 | $\bar{2}.4440$ | −1.5560 | −104.2520 | −2.4120 | −1.4831 | $\bar{2}.5169$ | 0.03288 | 1.078 | 224.95 | 1.3947 | −0.1070 |
| 1 IX | 86 | 7396 | 238.5 | 1.0168 | 0.0073 | $\bar{3}.8633$ | −2.1367 | −183.7562 | −3.0960 | −2.1671 | $\bar{3}.8329$ | 0.006806 | 1.016 | 238.68 | 0.3103 | −0.0253 |
| 4 IX | | | 242.5 | | | | | | −3.5640 | −2.6351 | $\bar{3}.3649$ | 0.002317 | 1.006 | 241.05 | 0.1205 | −0.0099 |
| $n = 7$ | $\Sigma_x = 311$ | $\Sigma_{x^2} = 17699$ | | | | $\Sigma_z = -4.7098$ | | $\Sigma_{xz} = -349.1459$ | $\begin{cases} 7a + 311b = -4.7098 \\ 311a + 17699b = -349.1459 \end{cases}$ откуда: $a = 0.9289$; $b = -0.0360$ | | | | | | | |

Примечание. $x$ — абсолютный возраст листа в сутках; $y_э$ — длина листа в мм; $A$ — окончательный размер листа в мм (верхняя асимптота); $u$ и $z$ — промежуточные величины, облегчающие вычисления; $a$ и $b$ — коэффициенты, рассчитываемые методом наименьших квадратов после составления системы нормальных уравнений; $y_т$ — теоретическая длина листа в мм; $y'$ — скорость роста листа в мм за сутки; $y''$ — ускорение или торможение роста листа в мм за сутки.[2]

где $A$ — расстояние между верхней и нижними асимптотами; $a$ и $b$ — параметры, определяющие наклон, изгиб и точку перегиба кривой.

В качестве примера возьмем данные о росте в длину 7-го листа контрольного растения *B. daigremontianum* (табл. 1).

Путем некоторых преобразований и логарифмирования приводим исходную формулу (1) к удобному для дальнейших расчетов виду:

$$\lg\lg \frac{A}{y} = a + bx. \qquad (2)$$

Используя специально разработанный нами для рассматриваемой функции алгоритм, помещенный в заголовках столбцов табл 1. (часть I), методом наименьших квадратов (Плохинский, 1970: 269—272), рассчитываем значения коэффициентов $a$ и $b$, получая искомое уравнение роста данного листа:

$$y = \frac{242.5}{10^{10^{0.9289-0.0360x}}}. \qquad (3)$$

Последовательно подставляя в уравнение (3) величины $x$, посредством обратного расчисления (табл. 1, часть II), находим теоретические значения длины листа $y_т$, по которым и строим теоретическую кривую (рис. 1). Значения $y_т$ хорошо согласуются с величинами $y_э$ (табл. 1). Расчет критерия $\chi^2$ показывает, что совпадение теоретической модели с эмпирическими данными достоверно в высшей степени ($P > 0.999$). Это означает, что рост листа в данном случае прекрасно описывается функцией Гомпертца. Подчиняется ей и рост всех других листьев в пределах побега *B. daigremontianum*.

Такое заключение побуждает произвести теоретический анализ уравнения (1) в общей форме таким же образом, как это было сделано ранее, Васильев и др., 1973) для логистической функции.

Функция Гомпертца имеет точку перегиба (рис. 1, точка $T_2$), характеризующую момент перехода возрастающей скорости роста в убывающую. Определим координаты этой точки, учитывая, что вторая производная в ней обращается в нуль и, следовательно, необходимо вычислить две первые производных от $y$. Первая производная ($y'$) от $y$, определяющая скорость роста или суточный прирост листа в любой точке кривой, равна

$$y' = \frac{b}{(\lg e)^2} \cdot \lg \frac{y}{A} \cdot y. \qquad (4)$$

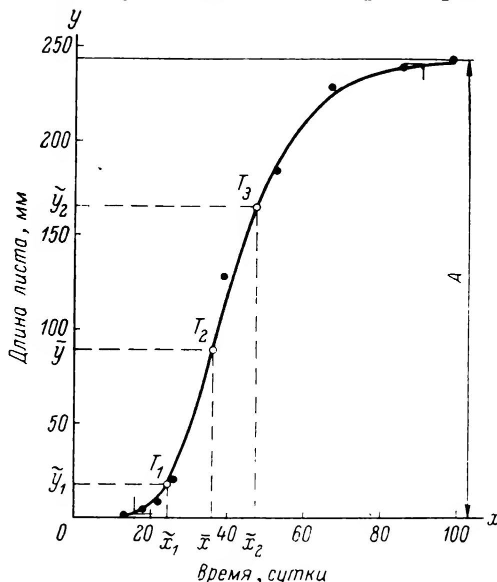



Рис. 1. Рост 7-го листа *Bryophyllum daigremontianum* Berger.

$T_1$, $T_2$, $T_3$ — первая, вторая и третья критические точки; $\tilde{x}_1$, $\bar{x}$, $\tilde{x}_2$ — первый, второй и третий критические возрасты листа; $\tilde{y}_1$, $\bar{y}$, $\tilde{y}_2$ — первый, второй и третий критические размеры листа; ⌜ ⌟ — границы интервала, в котором эмпирические данные подчиняются функции Гомпертца.

Вторая производная ($y''$) от $y$, характеризующая ускорение роста листа в длину, имеет вид

$$y'' = (y')' = \frac{b}{(\lg e)^2} \cdot \lg \frac{y \cdot e}{A} \cdot y'. \qquad (5)$$

Теперь, при $y'' = 0$, имеем

$$\bar{y} = \frac{A}{e} = 0.3679 \cdot A, \qquad (6)$$

и, принимая во внимание поведение кривой в полуплоскости $x \geqslant 0$, следует отметить, что всегда $b < 0$. Поэтому из выражений (2) и (6) получаем

$$\bar{x} = \frac{\lg\lg e - a}{b} = \frac{0.3622 + a}{|b|}. \qquad (7)$$

Найденные значения $\bar{y}$ (6) и $\bar{x}$ (7) представляют собою искомые значения координат точки перегиба $T_2$.

Подставим теперь в формулы (4) и (5) полученные ранее значения $y_т$, $y'$, $b$ и $A$ (см. табл. 1) и построим на этом основании графики первой и второй производной, характеризующие скорость и ускорение роста (рис. 2 и 3). Как видно, максимальная скорость роста (рис. 2) достигается в точке $T_2$, координаты которой заданы формулами (6) и (7). Подставляя величину (6) в выражение первой производной (4), после некоторых упро-

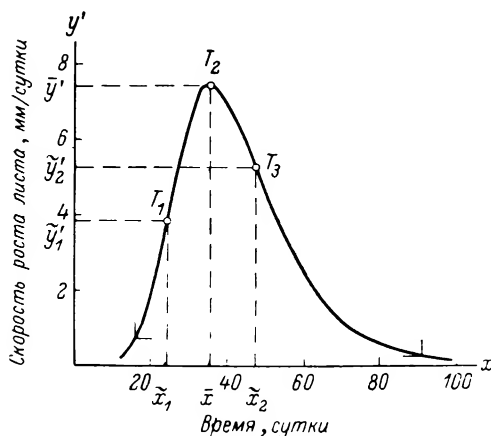



Рис. 2. Скорость роста 7-го листа *Bryophyllum daigremontianum*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

щений получаем значение максимальной скорости роста листа в длину:

$$\bar{y}' = \frac{|b| \cdot A}{e \cdot \lg e} = 0.8479 \cdot A \cdot |b|. \qquad (8)$$

Вторая производная (рис. 3) достигает максимума и минимума в точках $\tilde{x}_1$ и $\tilde{x}_2$, соответствующих точкам перегиба функции первой производной (рис. 2). Для вычисления значений $\tilde{x}_1$ и $\tilde{x}_2$ необходимо знать ординаты $\tilde{y}_1$ и $\tilde{y}_2$ кривой роста (рис. 1), но для этого требуется предварительно получить третью производную ($y'''$) от функции $y$:

$$y''' = (y'')' = \frac{1}{\lg e} \cdot \left(\lg \frac{y}{A} + \lg e\right)^2 + \lg \frac{y}{A}. \qquad (9)$$

Третья производная в точках перегиба $T_1$ и $T_3$ обращается в нуль. Поэтому, приравнивая к нулю выражение (9), находим его корни, соответствующие значениям ординат $\tilde{y}_1$ и $\tilde{y}_2$:

$$\tilde{y}_1 = A \cdot e^{\frac{-3+\sqrt{5}}{2}} = 0.0730 \cdot A, \qquad (10)$$

$$\tilde{y}_2 = A \cdot e^{\frac{-3-\sqrt{5}}{2}} = 0.6825 \cdot A. \qquad (11)$$

Выражения (10) и (11) дают нам ординаты левой и правой точек перегиба кривой соответственно.

Приравнивая полученные выражения (10) и (11) к исходной формуле (1) или (2), после некоторых вычислений получаем нужные нам значения абсцисс $\tilde{x}_1$ и $\tilde{x}_2$:

$$\tilde{x}_1 = \frac{\lg\left(\frac{3+\sqrt{5}}{2} \cdot \lg e\right) - a}{b} = \bar{x} - \frac{0.4180}{|b|}, \qquad (12)$$

$$\tilde{x}_2 = \frac{\lg\left(\frac{3-\sqrt{5}}{2} \cdot \lg e\right) - a}{b} = \bar{x} + \frac{0.4180}{|b|}. \qquad (13)$$

Чтобы найти величину первой производной в точках перегиба $T_1$ и $T_3$ (рис. 2), т. е. определить скорость роста листа в длину в этих точках, подставим значения $\tilde{y}_1$ и $\tilde{y}_2$ (формулы 10 и 11) в выражение (4), после чего получим:

$$\tilde{y}'_1 = 0.4405 \cdot A \cdot |b|, \qquad (14)$$

$$\tilde{y}'_2 = 0.6014 \cdot A \cdot |b|. \qquad (15)$$

То обстоятельство, что $\tilde{y}'_1 \neq \tilde{y}'_2$, подчеркивает асимметричность кривой скорости роста относительно оси абсцисс.

Точно так же, для определения величины максимального ускорения и максимального замедления роста ($\tilde{y}''_1$ и $\tilde{y}''_2$), необходимо теперь в формулу (5) второй производной подставить полученные ранее значения $\tilde{y}'_1$, $\tilde{y}'_2$, $\tilde{y}_1$ и $\tilde{y}_2$. В результате имеем:

$$\tilde{y}''_1 = \left(\frac{b}{\lg e}\right)^2 \cdot (2 + \sqrt{5}) \cdot \tilde{y}_1 = 1.6385 \cdot A \cdot b^2, \qquad (16)$$

$$\tilde{y}''_2 = \left(\frac{b}{\lg e}\right)^2 \cdot (2 - \sqrt{5}) \cdot \tilde{y}_2 = -0.8540 \cdot A \cdot b^2. \qquad (17)$$

Из этого следует, что в точках перегиба $T_1$ и $T_3$ (рис. 3) лист имеет разные не только по знаку, как в случае логистической кривой, но и по абсолютной величине максимальное ускорение (16) и максимальное торможение (17) роста.

Из формул (12) и (13) можно легко вывести выражение, определяющее в рассматриваемом случае продолжительность основной фазы роста:

$$\tilde{x}_2 - \tilde{x}_1 = \frac{0.8359}{|b|}, \qquad (18)$$

а из формул (8) и (18) путем подстановок получается выражение

$$A = 1.4108 \cdot \bar{y}' \cdot (\tilde{x}_2 - \tilde{x}_1), \qquad (19)$$

указывающее на то, что окончательный размер органа зависит только от максимальной скорости роста и продолжительности его основной фазы.

Заметим также, что приближенное значение параметров $a$ и $\bar{x}$ может быть определено графическим путем, для чего, используя величину $z$

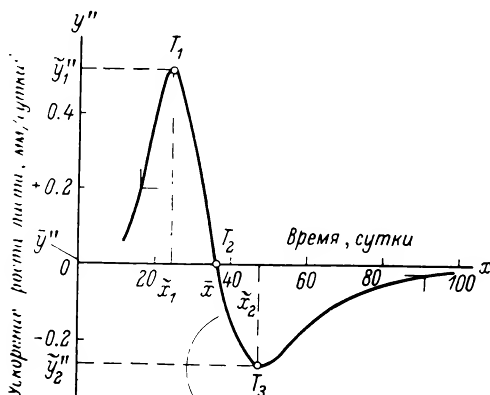



Рис. 3. Ускорение роста 7-го листа *Bryophyllum daigremontianum*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

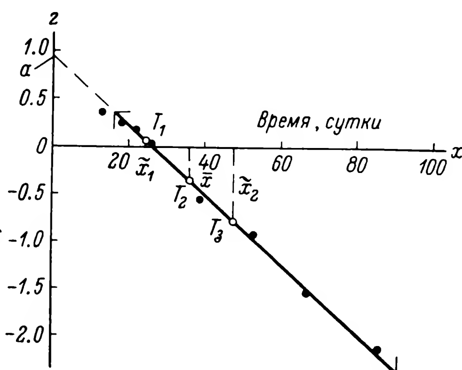



Рис. 4. Зависимость роста 7-го листа *Bryophyllum daigremontianum* от времени, выражаемая функцией $z = \lg \lg A/y$.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

табл. 1), следует построить график прямой линии (рис. 4) и экстраполировать ее до пересечения с осями координат. Точка пересечения прямой с осью абсцисс даст при этом значение $-\frac{a}{b}$, а с осью ординат — значение коэффициента $a$. Зная эти величины, не составляет особого труда по приведенным выше формулам рассчитать и остальные параметры кривой.

Для приведенного в начале статьи примера (табл. 1) параметры роста 7-го листа контрольного растения *B. daigremontianum* оказались следующими: окончательный размер листа $A = 242.5$ мм; коэффициент $a = 0.9289$; коэффициент $b = -0.0360$; в первой критической точке $T_1$ лист имеет возраст $\tilde{x}_1 = 24.3$ дня и размер $\tilde{y}_1 = 17.7$ мм; во второй критической точке $T_2$ возраст листа $\bar{x} = 35.9$ дня, а длина его $\bar{y} = 89.2$ мм; в третьей критической точке $T_3$ лист достигает возраста $\tilde{x}_2 = 47.5$ дня и длины $\tilde{y}_2 = 165.5$ мм. Максимальная скорость роста, достигаемая листом в точке $T_2$, составляет $\bar{y}' = 7.4$ мм в сутки; максимальное ускорение роста, наступающее в точке $T_1$, равно $\tilde{y}_1'' = 0.52$ мм/сутки$^2$, а максимальное торможение роста в точке $T_3$ $\tilde{y}_2'' = 0.27$ мм/сутки$^2$. Наконец, продолжительность второй (основной) фазы роста составляет $\tilde{x}_2 - \tilde{x}_1 = 23.2$ дня.

Перейдем теперь к рассмотрению особенностей роста в длину листьев *B. daigremontianum* в связи с их положением в системе годичного побега. В табл. 2 сведены параметры роста 4—11-го листьев контрольного растения. Рост первых трех листьев не изучался в виду того, что посадка материала производилась «детками», уже имеющими 2—3 пары листьев. Рост листьев с 12-го и далее анализу не подлежал, ибо в связи с окончанием вегетационного сезона окончательные размеры ($A$) этих листьев не могли быть зафиксированы. Соответствующие кривые роста изобра-

ТАБЛИЦА 2

Параметры роста листьев годичного побега *Bryophyllum daigremontianum*

| Номер листа | $A$ | $a$ | $\|b\|$ | $\tilde{x}$ | Дата $\tilde{x}$ | $\tilde{x}_2-\tilde{x}_1$ | $\tilde{y}'$ | $\tilde{y}''_1$ | $\tilde{y}''_2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 4 | 75.5 | 0.6412 | 0.0344 | 29.2 | 9 VI | 24.3 | 2.2022 | 0.1464 | —0.0763 |
| 5 | 137.5 | 0.5849 | 0.0351 | 30.1 | 22 VI | 26.5 | 3.6724 | 0.2235 | —0.1165 |
| 6 | 187.5 | 0.7714 | 0.0338 | 32.9 | 11 VII | 24.7 | 5.3736 | 0.3510 | —0.1829 |
| 7 | 242.5 | 0.9289 | 0.0360 | 35.9 | 12 VII | 23.2 | 7.4022 | 0.5150 | —0.2684 |
| 8 | 275.5 | 0.9569 | 0.0390 | 33.8 | 20 VII | 21.4 | 9.1103 | 0.6865 | —0.3578 |
| 9 | 330.0 | 1.0037 | 0.0376 | 36.3 | 31 VII | 22.2 | 10.5207 | 0.7644 | —0.3984 |
| 10 | 345.0 | 0.7445 | 0.0319 | 34.7 | 9 VIII | 26.2 | 9.3735 | 0.5758 | —0.2998 |
| 11 | 345.0 | 0.7676 | 0.0304 | 37.2 | 17 VIII | 27.5 | 8.8928 | 0.5224 | —0.2729 |

Примечание. $\tilde{y}''_1$ — максимальное ускорение роста в мм/сутки$^2$; $\tilde{y}''_2$ — максимальное торможение роста в мм/сутки$^2$; остальные обозначения те же, что в табл. 1.

жены на рис. 5. Заметим также, что в условиях опыта растение в генеративную фазу не переходило.

Как показал анализ, рост всех листьев хорошо описывается функцией Гомпертца. Коэффициенты $a$ и $b$ в пределах побега варьируют сравнительно слабо, достигая наибольшей величины у 8—9-го листа. Параметр $\tilde{x}$, показывающий время наступления второго критического возраста листа, обнаруживает тенденцию к увеличению по мере приближения к верхушке побега. Например, 4-й лист достигает критической точки $T_2$ в возрасте 29.2 дня, а 11-й — в возрасте 37.2 дня.

Разница между датами достижения последовательными листьями одноименных фаз, в частности критической точки $T_2$, может служить приблизительной мерой величины пластохрона. Из табл. 2 видно, что

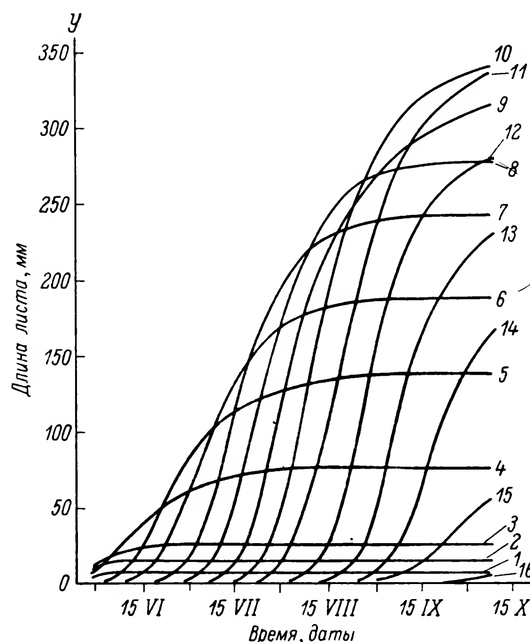



Рис. 5. Кривые роста листьев *Bryophyllum daigremontianum*.
Номер кривой соответствует номеру листа.

в нашем случае пластохрон составляет около 10 дней. Продолжительность основной фазы роста ($\tilde{x}_2—\tilde{x}_1$) колеблется у разных листьев от 21.4 до 27.5 дней, будучи наименьшей у 8—9-го листьев и увеличиваясь в обе стороны по направлениям к основанию и верхушке побега. Максимальные скорость ($\tilde{y}'$), ускорение ($\tilde{y}''_1$) и торможение ($\tilde{y}''_2$) роста, постепенно увеличиваясь, достигают наибольшей величины у 9-го листа, обнаруживая тенденцию к уменьшению у последующих листьев.

Рассмотрим, наконец, какое влияние на рост листьев *B. daigremontianum* оказывает дефицит азота в минеральном питании. В табл. 3 приведены основные параметры роста 7-х листьев растений, выращенных на растворах с разной концентрацией азота (рис. 6). Из этой таблицы следует, что окончательный размер листа ($A$), максимальные скорость ($\tilde{y}'$), ускорение ($\tilde{y}''_1$) и торможение ($\tilde{y}''_2$) роста с уменьшением концентрации азота заметно уменьшаются. Второй критический возраст $\tilde{x}$ насту-

ТАБЛИЦА 3

Параметры роста седьмых листьев опытных растений *Bryophyllum daigremontianum*

| Питательный раствор | Значения | $A$ | $\bar{x}$ | $\bar{y}'$ | $\bar{y}_1''$ | $\bar{y}_2''$ | $\bar{x}_2 - \bar{x}_1$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ППР (контроль) | Абсолютные | 242.5 | 35.9 | 7.4022 | 0.5150 | —0.2684 | 23.2 |
| | Процент от контроля | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| $ПР_1$ | Абсолютные | 200.0 | 32.8 | 5.5622 | 0.3526 | —0.1838 | 25.5 |
| | Процент от контроля | 82.5 | 91.4 | 75.1 | 68.5 | 68.5 | 109.9 |
| $ПР_2$ | Абсолютные | 155.0 | 30.2 | 4.5030 | 0.2979 | —0.1553 | 24.4 |
| | Процент от контроля | 63.9 | 84.1 | 60.8 | 57.8 | 57.9 | 105.2 |
| $ПР_3$ | Абсолютные | 138.5 | 31.0 | 4.4742 | 0.3293 | —0.1717 | 22.0 |
| | Процент от контроля | 57.1 | 86.4 | 60.4 | 63.9 | 64.0 | 94.8 |

Примечание: обозначения те же, что в табл. 1 и 2.

дает несколько раньше, чем в контроле, а продолжительность основной фазы роста $\bar{x}_2—\bar{x}_1$ особых изменений не претерпевает.

Обсудим полученные в итоге нашей работы результаты.

Параметры роста листьев *B. daigremontianum* обнаруживают существенные отличия по сравнению с аналогичными параметрами ранее

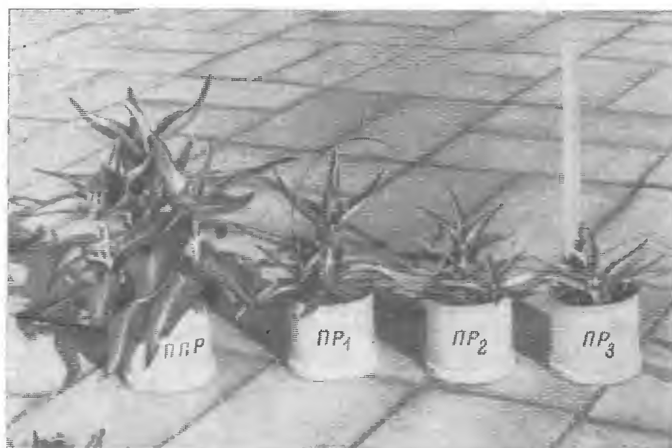



Рис. 6. Внешний вид растений *Bryophyllum daigremontianum*, выращенных в различных условиях азотного питания: на полном питательном растворе Кнопа (ППР), на растворах, имеющих 1/10 ($ПР_1$), 1/25 ($ПР_2$) и 1/50 ($ПР_3$) нормальной концентрации азота.

(Васильев и др., 1973, 1974а, б) изученных в этом отношении *Nicotiana rustica* L. и *Zea mays* L. По сравнению с этими растениями листья *B. daigremontianum* имеют пониженное в 3—4 раза значение коэффициента $b$. Скорость роста листьев в 2 раза меньше, чем у махорки, и в 10—40 раз ниже, чем у кукурузы. Соответственно и ускорение роста в 2—3 и 50—100 раз меньше, чем у этих растений. Зато такие параметры, как время наступления второго критического возраста листа и продолжительность основной фазы его роста в 2—4 и даже в 5 раз превышают соответствующие значения у *N. rustica* и *Z. mays*. Что касается характера и степени изменчивости рассматриваемых параметров роста листьев в системе побега, то они у всех трех растений приблизительно одинаковы.

Как и у изученных ранее кукурузы и махорки, недостаток азота сказывается у бриофиллума сильнее всего на уменьшении скорости и ускорения роста. Но в целом азотное голодание оказывает на рост листьев бриофиллума более слабое влияние, что и находит свое выражение в относительно меньшем изменении всех параметров кривых роста у этого растения по сравнению с двумя другими. По-видимому, это связано с меньшей массой растения, имеющего и меньшую потребность в азоте. Синтетическая система бриофиллума менее продуктивна и потому более устойчива к дефициту азота в минеральном питании.

Из проделанного математического анализа и из рис. 1—3 видно, что кривая Гомпертца, в отличие от логистической кривой, асимметрична, однако так же как у последней, точки $\tilde{x}_1$ и $\tilde{x}_2$ расположены на оси абсцисс симметрично относительно точки $\tilde{x}$. Общая продолжительность роста листа у бриофиллума сильно растянута (до 100 дней), но указанная асимметрия кривой сказывается только на правой ее ветви выше точки $T_2$. Очевидно, такой характер кривой роста обусловлен спецификой синтетической системы данного растения, которая относительно быстро (хотя и медленнее, чем у махорки и кукурузы) «разгоняется» и весьма медленно «тормозится». В связи с этим надо заметить, что параметры $\tilde{y}_1''$ и $\tilde{y}_2''$, определяющие величину максимального ускорения и максимального торможения роста, представляют собою очень важные динамические характеристики ростовых процессов, а косвенно — и всего синтетического аппарата растений.

Отмеченные особенности роста листьев дикорастущего ксерофита-суккулента *B. daigremontianum* по сравнению с культурными мезофитами *N. rustica* и *Z. mays* нельзя не поставить в связь с тропическим происхождением этого растения, приспособленного к мягкому, лишенному резких сезонных колебаний климату. Можно предположить, что у растений с резко выраженной сезонной ритмичностью жизненного цикла должен преобладать логистический тип ростовых процессов, а в противоположном случае мы чаще будем иметь дело с асимметричными кривыми. Однако решение этого вопроса требует значительного расширения круга исследованных объектов, так как на характер роста, несомненно, оказывают влияние и другие факторы, среди которых в первую очередь следует назвать жизненную форму, экологический тип и биохимические особенности синтетического аппарата, связанные нередко с систематическим положением растения.

Авторы выражают признательность сотруднику лаборатории физиологии и биохимии растений Петергофского биологического института Н. Н. Тищенко за предоставленную возможность работать с выращиваемым ею материалом.

## ЛИТЕРАТУРА

Васильев Б. Р., Н. А. Звонцова, И. П. Савинов, В. М. Шмидт. (1973). Математический анализ роста листьев. Бот. ж., 58, 9. — Васильев Б. Р., Н. А. Звонцова, В. М. Шмидт. (1974а). Математический анализ роста листьев *Nicotiana rustica* L. и *Zea mays* L. Бот. ж., 59, 5. — Васильев Б. Р., Н. А. Звонцова, В. М. Шмидт. (1974б). Влияние азотного питания на рост листьев *Nicotiana rustica* L. и *Zea mays* L. Бот. ж., 59, 9. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. — Стрелер Б. (1964). Время, клетки и старение. — Gompertz B. (1825). On the nature of the function exspressive of the law of human mortality and on a new mode of determining life contingencies. Philos. trans. Roy. Soc. (London), ser. A, 115 : 513—585. — Medawar P. B. (1945). Size, shape and age. In: Essays on growth and form : 157—187.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 22 I 1974.

УДК 58.08 : 66-947 : 168.1 : 531.75 : 581.17 : 582.262.24

А. Ф. Лукницкая

# ПРОСТОЙ МЕТОД БЫСТРОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАЗМЕРОВ И ФОРМЫ КЛЕТОК У ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

A. F. LUKNITSKAYA. A SIMPLE METHOD OF QUICK DETERMINATION OF CELL SIZES AND SHAPES IN DESMID ALGAE

Недавно опубликованная работа Тайлера (Tyler, 1971) о возможности определения размеров и формы клеток у десмидиевых водорослей простым сравнительным методом натолкнула нас на мысль об использовании рисо-

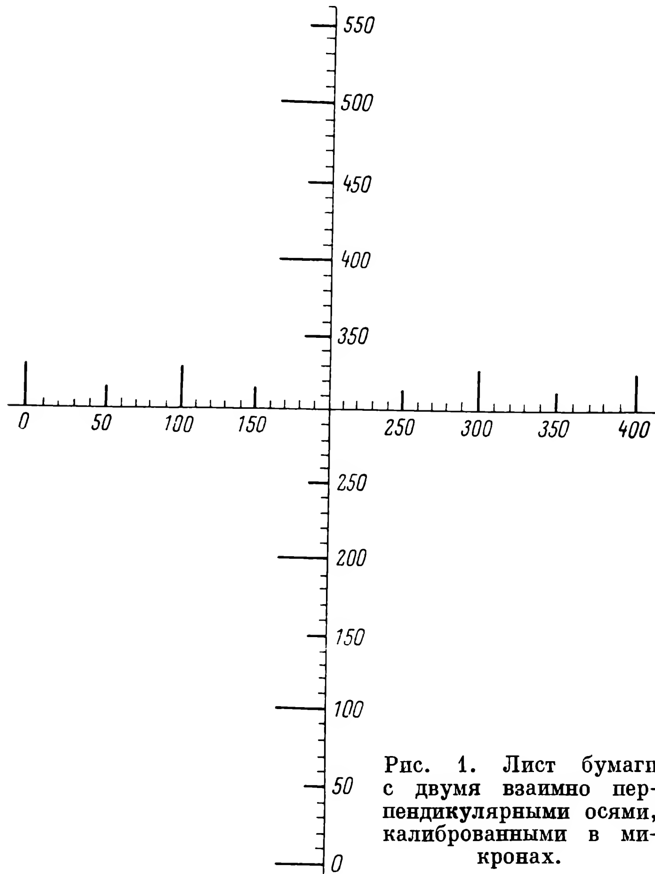



Рис. 1. Лист бумаги с двумя взаимно перпендикулярными осями, калиброванными в микронах.

вального аппарата марки РА-6 для изучения изменчивости некоторых важнейших таксономических признаков этих водорослей в популяциях.

Известно, что многие десмидиевые водоросли значительно варьируют по размерам и форме клеток в зависимости от времени года и географического района обитания. Изучение размаха морфологической изменчивости внутри популяций с использованием вариационно-статистических методов во многих отношениях способствовало бы правильности разграничения таксонов в порядке *Desmidiales*. Однако подобное исследование связано с необходимостью иметь большое количество измерений, производить которые с помощью обычного окулярмикрометра крайне трудоемко. Излагаемый здесь простой метод позволяет легко и быстро определять размах клеточных вариаций, сравнивать форму клеток и измерять их. Для этого нужен бинокулярный микроскоп с рисовальным аппаратом марки РА-6, который позволяет одновременно видеть под микроскопом образец и кончик карандаша. Кроме того, необходимы

еще объект-микрометр и лист бумаги с начерченными двумя взаимно перпендикулярными осями (рис. 1).

Наиболее простым и быстрым является определение общего размаха морфологической изменчивости какого-либо данного вида. Сначала с помощью рисовального аппарата наносят на бумагу точное изображение одного изучаемого экземпляра, расположив его симметрично по осям. Затем, по мере дальнейшего просмотра материала, рисунок подставляется к другим экземплярам объекта и по ним наносятся на осях минимальные, средние и максимальные значения всех параметров клетки (рис. 2).

Если нужно просто показать ряд размеров клеток без учета размаха морфологической изменчивости, достаточно сравнить образец под микроскопом с исходным изображением на бумаге, сделанным с помощью РА-6. При этом удобнее вращать не столик микроскопа, а лист бумаги с изображением клетки до полного совмещения с рассматриваемым образцом. Образцы, совпадающие по размерам и форме с изображением на бумаге, просто отмечают на счетчике, если же встречаются образцы более мелкие или более крупные по сравнению со стандартом, то их размеры (например, длина клетки и ее ширина) наносят на оси шкалы и затем измеряют. Такой метод работы с микроскопом делает сразу очевидным изменения в форме клеток, например в углах наклона отростков полуклеток, в форме полярных и боковых лопастей, в соотношениях размеров отдельных частей и т. п.

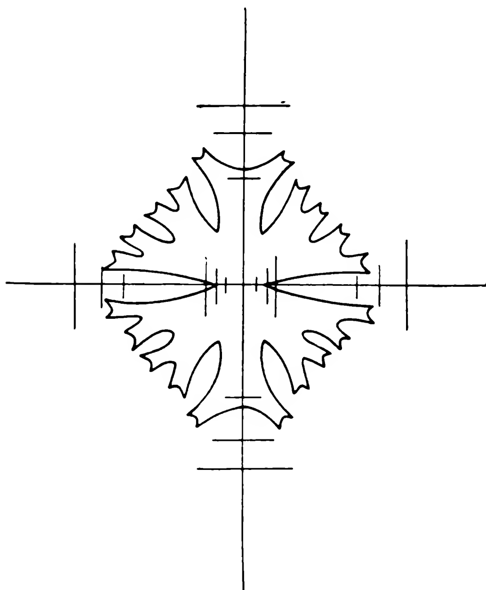


Рис. 2. Минимальные, средние и максимальные размеры *Micrasterias crux-melitensis*, представленные на схематических осях.

Если форма клетки не является важной при изучении того или иного таксона, то зарисовка ее может быть пропущена, и в этом случае используется только лист бумаги с нанесенными на него калиброванными взаимно перпендикулярными осями, на которых отмечаются размеры нужных параметров клетки. Для быстрого измерения шкала, калиброванная в микронах, может быть приготовлена для каждого объектива с помощью объект-микрометра. Однако иногда (например, для вариационно-статистической обработки данных о размерах клеток) довольно удобно пользоваться прозрачной линейкой, размеченной в миллиметрах. Затем, если нужно, размеры переводят в микроны, проделав соответствующий пересчет с поправкой для используемых объективов.

ЛИТЕРАТУРА

Tyler P. A. (1971). A simple and rapid technique for surveying size and shape variation in desmids and diatoms. Brit. phycol. J., 6, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 29 IV 1974.

# НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК «715» 576.16 : 582.738

Г. П. Яковлев

## НОВЫЕ ВИДЫ *MOLDENHAWERA* SCHRAD. (*CAESALPINIACEAE*)

G. P. YAKOVLEV. NEW SPECIES OF *MOLDENHAWERA* SCHRAD. (*CAESALPINIACEAE*)

Пересматривая коллекцию образцов представителей рода *Moldenhawera* Schrad. в гербарии Ботанического института АН СССР (БИН) я обнаружил, что часть из них относится к неизвестным ранее видам. Это побудило меня описать несколько новых таксонов, материалы по которым приведены ниже. Все новые виды описаны с территории Бразилии. Общее число известных видов в роде *Moldenhawera* достигает таким образом 7: *M. floribunda* Schrad. — тип рода; *M. polysperma* (Vell.) Stellfeld (syn. *M. blanchetiana* Tul., syn. nov.); *M. cuprea* Pohl; *M. riedelii* Yakovl.; *M. brasiliensis* Yakovl.; *M. lushnathiana* Yakovl., *M. mollis* Benth.

1. **M. riedelii** Yakovl., sp. nov.

Frutex 4—6 ped. (fide Riedel). Rachis 14—25 cm lg.; petiolus 3—4 cm lg.; folia paripinnata, rarius subimparipinnata (bipinnata nondum observata); foliola opposita, in numero 8—20 (saepe 16—18), elliptica vel anguste elliptica, basi subrotundata vel triangulata, apice emarginata, subcoriacea, supra nitidula, pube minuta appressa, subtus rubescentia, (7.2) 5.5—5 (2.5) cm lg., (3.2) 2.2—2 (1.4) cm lt. Racemi apud apices ramorum et in summis axillis; bracteae anguste lineares, longe ante anthesin caducae; pedicelli ebracteolati, ca. 1.5 cm lg.; alabastra obovoidea, pube rubro-ferruginea, ad 0.7 cm lg. Flores lutei (fide Riedel), 5-meris; calycis segmenta subaequalia, oblonga, acutiuscula, 0.7—0.8 cm lg.; petala longe unquiculata, aequalia, 0.8—0.9 cm lg.; laminae obtusissimae, crispulae, in dorso pilis ferrugineis; ovarium brevissime stipitatum, pilis rubro-ferrugineis hirsutis tectum. Legumen non vidi.

Т у р u s: Brasilia «In montib. altis S. do Ziquitinhonha, XII. 1824, Riedel, 1253» (holo LE; iso LE).

Affinis *M. cupreae*.

В LE хранятся 5 образцов (все сборы Риделя) этого вида. Судя по пометке, один из них был в распоряжении Бентама, но последний ошибочно идентифицировал его с *M. cuprea* Pohl, от образцов которого растение, собранное Риделем, отличается весьма значительно.

2. Бентам описал *M. cuprea* var. *corymbosa*, основываясь на нескольких разнородных образцах, ни один из которых не был выделен им в качестве типового. В связи с этим я счел возможным избрать образец Бланше (Blanchet, 3416) лектотипом *M. cuprea* var. *corymbosa* Benth. Выяснилось также, что var. *corymbosa* Benth. весьма значительно отличается от *M. cuprea*, поэтому было признано целесообразным дать таксону видовое название и соответствующее описание.

**M. brasiliensis** Yakovl., sp. nov. — *M. cuprea* var. *corymbosa* Benth. in Mart., Fl. Brasil. 15, 2 : 77 (1870), p. p., quoad lectotypi. — *Moldenhawera emarginata* Moric. ex Benth. in Mart. l. c., in syn.

Frutex (?). Rachis 7—17 cm lg.; petiolus folia paripinnata (bipinnata nondum observata); foliola opposita, in numero 8—10, elliptica, late elliptica vel subovata, basi rotundata vel subtruncata, apice emarginata, subcoriacea, supra nitida, fere glabrescentia, subtus pube rubescentia, 6.2—3 cm lg., 4.4—2.1 cm lt. Inflorestentia apicalis corymboso-paniculatiformis; bracteae caducae; pedicelli ebracteolati, 1.5—2.3 cm lg.; alabastra obovoidea, pube rubro-ferruginea, 0.6—0.9 cm lg. Flores lutei (?), saepe 4-meris; calycis segmenta subaequalia, oblongo-lanceolata, acutiuscula, 0.7—0.9 cm lg.; petala aequalia, unquiculata, 0.9—1.1 cm lg., laminae basi latissime triangulata vel subhastata, apice obtusa, crispulata, in dorso pilis ferrugineis; ovarium ut *M. riedelii*. Legumen non vidi.

T y p u s: «Brasilia, Jadobine, Blanchet», 3416 (holo LE; iso LE).

Affinis *M. cupreae*.

Помимо образца Бланше в Ленинграде (LE) хранится еще один образец, отнесенный мною к этому виду: «*Moldenhaweria emarginata* Moric., Ilheos, Communic. Martius, 1862».

3. **M. lushnathiana** Yakovl., sp. nov. — *M. cuprea* var. *corymbosa* Benth. in Mart., Fl. Bras. 15, 2 : 77 (1870), p. p., quoad pl. — *M. lucida* Benth. in Mart., Fl. Bras. 15, 2 : 77 (1870), nom. nud., in syn.

Habitus (?). Rachis 15—20 (25) cm lg.; petiolus saepe 1.5—2.0 cm lg.; folia paripinnata (bipinnata nondum observata); foliola opposita, in numero 6—10, lateelliptica vel elliptica, basi rotundata, apice obtusa vel emarginata, coriacea, supra nitida, subglabrata, subtus subglabrata, (15) 8—7 (3.8) cm lg., (8) 5.2—4.8 (3) cm lt. Inflorescentia apicalis vel subapicalis, subcorymboso-paniculatiformis; bracteae caducae; pedicelli ebracteolati, 1.8—3 cm lg., alabastra oboovoidea, pube rubro-ferruginea, 0.8—1.1 cm lg. Flores lutei (?), 5-meris; calycis segmenta subaequalia, lanceolata, acutiuscula, 1—1.2 cm lg.; petala aequalia, unquiculata, ad 2 cm lg., lamina subhastata, apice obtusata, crispulata, in dorso pilis ferrugineis; ovarium ut *M. riedelii*. Legumen non vidi.

T y p u s: Bahia, 1841, Lushnath (holo LE; iso LE).

Affinis *M. cupreae*.

Родствен *M. cuprea*. Помимо типовых образцов (LE), там же хранится еще один образец этого вида с этикеткой Риделя «Brasil, Riedel» и определением Бентама.

Ленинградский
химико-фармацевтический институт.

Поступило 19 VI 1974.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 561.62/69 : 582.628.2

Г. С. Аваков

## О СОВРЕМЕННОМ ЭКВИВАЛЕНТЕ ТРЕТИЧНОЙ *ENGELHARDTIA BRONGNIARTII* SAP. *(JUGLANDACEAE)*

G. S. AVAKOV. ON THE MODERN EQUIVALENT OF THE TERTIARY *ENGELHARDTIA BRONGNIARTII* SAP. (*JUGLANDACEAE*)

В позднетретичное время древесная флора была уже представлена теми же родами, что и ныне, и в большинстве случаев видами, очень сходными с современными. Поэтому установление современных эквивалентов для ископаемых видов является очень интересной задачей.

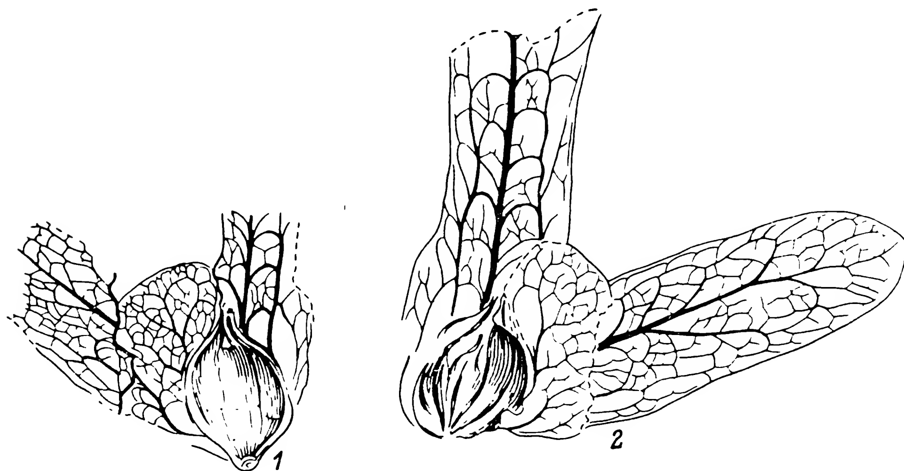



Рис. 1. Плодовая обертка из среднего миоцена Бахноти.

Ареал тропического рода *Engelhardtia*, распространенного ныне и в Старом и в Новом Свете, в третичную эпоху захватывал также территорию Европы. Он известен по ископаемой пыльце и остаткам плодов, опознаваемых по отпечаткам плодовых оберток (Involucrum), образующих характерную фигуру из трех лопастей, в виде якоря. В 1865 г. французский палеоботаник Г. де Сапорта описал из олигоценовой флоры Армиссана в Южной Франции по плодовым оберткам *Engelhardtia brongniartii* Sap. Впоследствии они были найдены во многих местах в третичных отложениях от олигоцена до нижнего плиоцена. Этот вид является одним из характернейших для комплекса третичного вечнозеленого широколиственного леса, типичного для теплого и влажного тропического или субтропического климата.

По давней традиции, идущей еще от Шимпера (Schimper, 1869—1874) и Энглера (Engler, 1889, 3 : 22), этот ископаемый вид, а также и другие (всего у Сапорта, например, описано 4 вида, Saporta, 1865), сравнивались с современной *E. serrata* Bl. из Юго-Восточной Азии. Однако нельзя не заметить, что жилкование лопастей плодовых оберток у этого вида сильно отличается от такового у *E. brongniartii*. У *E. serrata*, как и у всех азиатских видов, вдоль каждой лопасти проходит одна четкая продольная центральная жилка, от которой ответвляются короткие боковые жилки, соединяющиеся дугообразно друг с другом у края лопасти (т. е. жилкование типично перистое). У *E. brongniartii* на лопастях (особенно на средней) явно выражены три продольные жилки, соединяющиеся друг с другом дугообразными анастомозами (рис. 1, *2*).

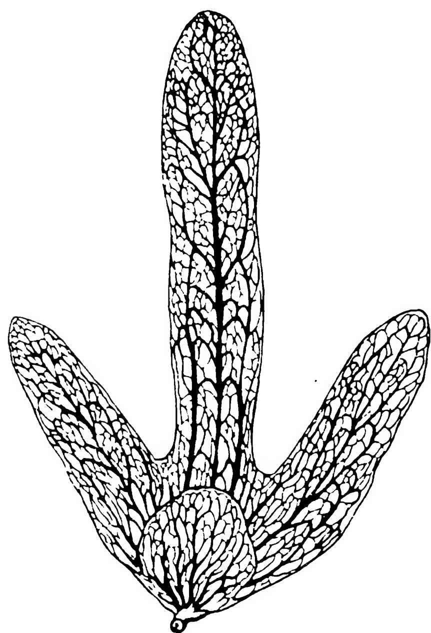
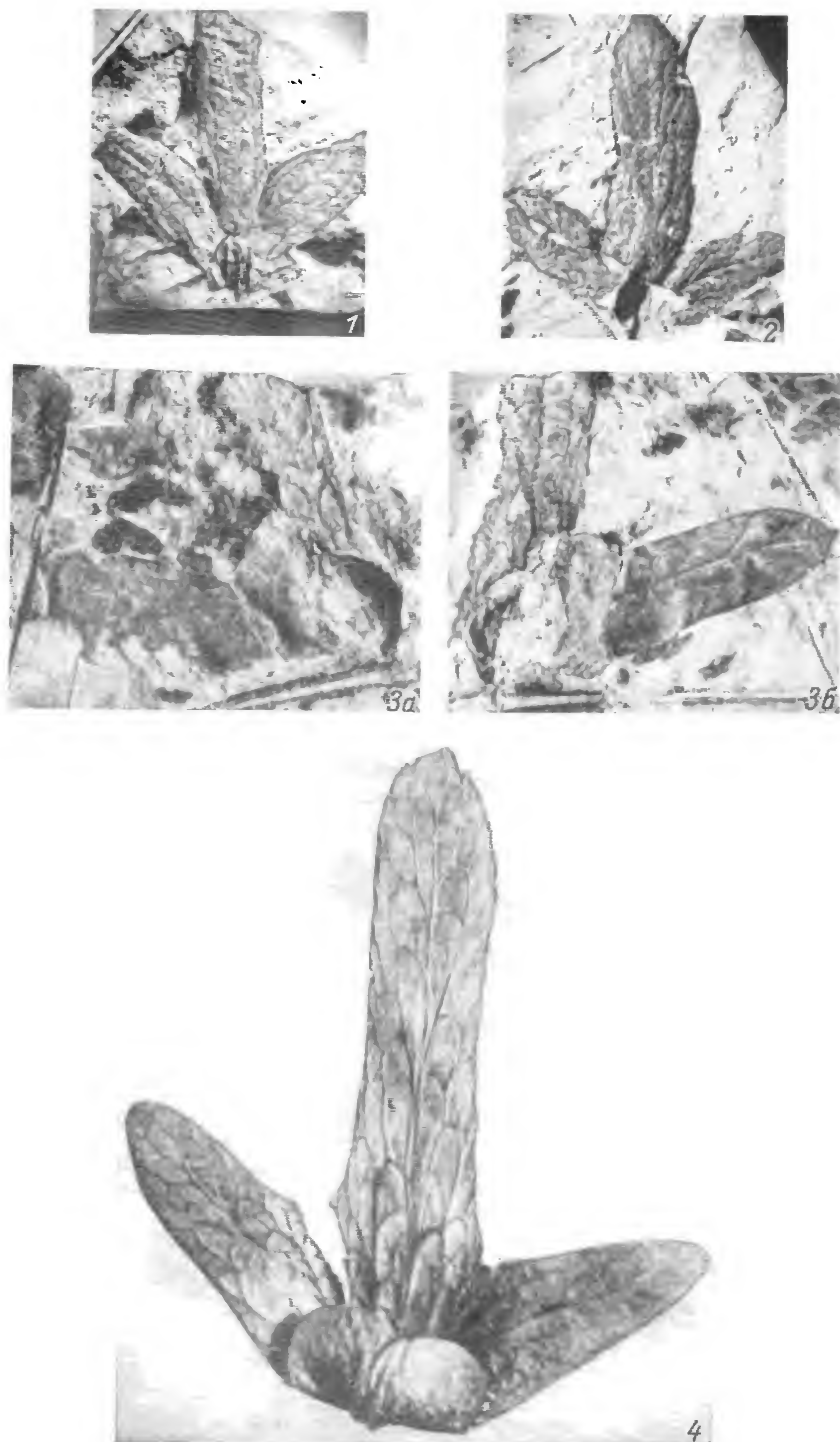


Рис. 2. Жилкование лопастей плодовой обертки *Engelhardtia pterocarpa* (Oerst.) Standl. по рисунку Эрстеда.

На это обстоятельство обращал внимание еще Вейланд (Weyland, 1937 : 82—84), описывавший остатки энгельгардтии из олигоценовой флоры Ротта в Германии. Он пришел к выводу, что типичная *E. brongniartii* Sap. должна иметь три параллельные жилки, по крайней мере на средней лопасти обертки. Такой именно рисунок имеют крылатки, изображенные в работе Сапорта, а также образцы из флоры Ротта. Гербарный же материал по *E. serrata* и другим азиатским современным видам показывает, как пишет Вейланд, совершенно другую картину, т. е. среднее крыло у них однонервное. Тем не менее этот автор считал, что между ними должно быть близкое родство.

С этим вопросом мне пришлось столкнуться, изучая довольно большое количество крылаток энгельгардтии из местонахождения среднемиоценовой флоры (конкский горизонт) возле села Бахиоти в Западной Грузии. Все они имели лопасти с тремя четко выраженными жилками (рис. 1, таблица, *1—3*, см. вклейку). При сравнении их с гербарными материалами в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде оказалось, что точно такой же тип жилкования свойствен центральноамериканской *Engelhardtia pterocarpa* (Oerst.) Standl. Этот вид был описан в 1856 г. датским ботаником Эрстедом как *Oreamunoa pterocarpa* Oerst. (родовое название в честь сотрудника Эрстеда — М. Ф. Ореамуно). В 1914 г. К. Де Кандоль (De Candolle, 1914) перевел его в род *Engelhardtia*, сохранив название рода в качестве видового. Стэндли (Standley, 1972) опубликовал новую комбинацию с приоритетным видовым эпитетом — *Engelhardtia pterocarpa* (Oerst.) Standl.

По рисунку Эрстеда, приводимому в работе Де Кандоля (рис. 2), видно, что жилкование лопастей в мельчайших деталях совпадает с жилкованием ископаемых образцов из Бахиоти. Единственное, чем они различаются, это размеры: крылатки *E. pterocarpa* достигают в длину 9 см, а у *E. brongniartii* — 4.5 см. У Стэндли, однако, описан еще один, по-видимому, близкий вид — *E. mexicana* Standl. с крылатками 4—4.8 см длины. К сожалению, автор не приводит их изображений и нет возможности сравнить их с ископаемым *E. brongniartii* Sap. Сходство же с *E. pterocarpa* выражается еще в наличии четвертой малой лопасти полуокруглой формы, иногда с небольшой выемкой на верхушке. Эта лопасть прикры-




Плодовые обертки видов *Engelhardtia*.

*1—3* — отпечатки плодовой обертки *Engelhardtia brongniartii* Sap. из среднего миоцена Бахиоти: *1*, *2* — натур. вел., *3а*, *б* — отпечаток с противоотпечатком обертки с фрагментом малой четвертой лопасти, увел. 1.6; *4* — плодовая обертка *E. pterocarpa* (Oerst.) Standl., Коста-Рика, Гербарий БИН АН СССР.

вает плод так, что он находится как бы в черпаковидном углублении. На ископаемых образцах отпечаток этой лопасти часто отсутствует, так как он легко разрушается при вскрытии отпечатка, так что препаратор может этого и не заметить. Поэтому в литературе при описаниях об этой лопасти большей частью нет упоминаний, лишь у Вейланда отмечается, что на двух образцах сохранилась четвертая лопасть. В нашем материале из Бахиоти также сохранились два образца с четвертой лопастью и один из них (отпечаток с противоотпечатком) представлен здесь на рис. 1 и на фотографиях (см. табл. на вклейке). У *E. pterocarpa* из ленинградского гербария на этой лопасти имеется шесть радиально расходящихся жилок, которые в своих верхних частях многократно ветвятся и соединяются друг с другом. Как можно видеть на сохранившихся фрагментах из Бахиоти, характер жилкования у них примерно такой же.

Таким образом, центральноамериканский вид нужно считать современным эквивалентом ископаемой *Engelhardtia brongniartii* Sap.

## ЛИТЕРАТУРА

De Candolle C. (1914). Une espece remarquable du Costa-Rica. Bull. Soc. Geneve, 2 ser., 6. — Engler A. (1889). Die Natürlichen Pflanzenfamilien, I Aufl., 3 Teil, I Häftc, I Abt. — De Saporta G. (1865). Ètudes sur la vegetation du sud-est de la France à l'epoque tertiaire, 2 part., III, Ann. Sci., Nat., 5 ser., 4. — Schimper W. (1869—1874). Traité de paleontologie vegetale, 1—3. — Standley P. C. (1927). The American species of *Engelhardtia*, Tropical woods, 12. — Weyland H. (1937). Beiträge zur Kenntnisse der rheinischen Tertiärflora, 2. Palaeontographica, 83, B.

Институт палеобиологии
Академии наук Грузинской ССР,
г. Тбилиси.

Получено 23 V 1974.

---

*УДК 582.001.4 : 582.677.5*

**Нгуен Тьен Бан**

# ЗАМЕТКИ О РОДЕ *DASYMASCHALON* (HOOK. F. ET THOMS.) DALLA TORRE ET HARMS *(ANNONACEAE)*

NGUYEN TIEN BAN. NOTES ON THE GENUS *DASYMASCHALON* (HOOK. F. ET THOMS.) DALLA TORRE ET HARMS (*ANNONACEAE*)

Согласно представлению о правомерности выделения *Dasymaschalon* (Hook. f. et Thoms.) Dalla Torre et Harms как самостоятельного рода в статье даны объяснения, почему этот таксон нельзя рассматривать как секцию рода *Desmos*. В обзорной части кратко охарактеризованы все известные таксоны рода, в их числе приводятся 5 новых комбинаций и одна новая разновидность. Высказывается сомнение в принадлежности к изучаемому роду *Dasymaschalon scandens* Merr.

## I. О таксономической правомерности выделения рода *Dasymaschalon* (Hook. f. et Thoms.) Dalla Torre et Harms

Виды, выделенные в род Далла Торре и Гармсом (Dalla Torre et Harms, 1901), первоначально рассматривались как секция *Dasymaschala* Hook. f. et Thoms. (1855) рода *Unona* auct. non Linn., который в настоящее время рассматривается в качестве синонима рода *Desmos* Lour. В отличие от последнего рода, цветки которого обычно внепазушные (почти супротивные листьям) и лепестки в числе 6, совершенно свободные и расположенные в два круга, *Dasymaschalon* имеет цветки пазушные или, реже, псевдотерминальные (т. е. выходящие из пазухи верхушечного листа) и лепестки в числе (2) 3 (4), располагающиеся в один круг; лепестки соприкасаются краями, образуя треугольный колпачок, возвышающийся над тычинками и плодолистиками. Учитывая эти различия, *Desmos* обычно относили к трибе *Unoneae*, а *Dasymaschalon* — к трибе *Xylopieae*.

Несмотря на то, что статус *Dasymaschalon* в родовом ранге был принят многими авторами (Finet et Gagnepain, 1906, 1907; Craib, 1912; Merrill, 1915, 1923, 1930; Hutchinson, 1923, 1964; Merrill a. Chun, 1934, 1935; Ast, 1938, 1940, 1942; Fries, 1959; Walker, 1971, и др.) и, хотя он имеет очевидные и существенные вышеприведенные отличия от *Desmos*, некоторые исследователи по-прежнему рассматривают *Dasymaschalon* в качестве секции рода *Desmos*, Синклер (Sinclair, 1955), например, не учитывая различий в цветке и основываясь лишь на сходстве в строении плодов, не принимает *Dasymaschalon* за самостоятельный род.

Уменьшение числа лепестков и наличие нового образования у *Dasymaschalon*, по Синклеру, есть «прямой результат редукции». Синклер (1955 : 262), писал, что «in those species with 6 petals, there is adequate protection to the sexual organs. The claws of the petals surround them and the limbs are free. But where the petals are reduced to 3 and 2 the petals will have to be modified in size and shape in order to cover the sexual organs and hence we find the margins adhering to give better protection». Однако можно задать вопрос, почему у таких родов, как *Fissistigma*, *Goniothalamus* и другие, в цветке которых присутствуют все 6 лепестков, лепестки внутреннего круга формируют подобное же образование (колпачок). В то же время у *Dennettia* имеется только 3 лепестка, но они свободные и никакого колпачка не образуется. Конечно, во многих случаях уменьшение или увеличение в числе членов цветка не имеет таксономического значения, но в данном случае отсутствие всех лепестков внутреннего круга есть качественное изменение, а не результат простой редукции.

Что касается сходства в строении плодов, то четкообразные плодики встречаются не только у *Desmos* и *Dasymaschalon*, но и у других родов. В этом отношении, наверное, ни у кого не появилось бы намерение перенести *Orophea desmos* и *O. enterocarpa* (у которых плодики также четкообразные) в упомянутые роды. С другой стороны, у *Dasymaschalon clusiflorum* нередко обнаруживаются односемянные плодики. В последнем случае гербарные образцы без цветков почти невозможно отличить от экземпляров родов *Polyalthia*, *Goniothalamus*, *Miliusa* и др.; по морфологии же цветка принадлежность этого вида к роду *Dasymaschalon* не вызывает никаких сомнений.

На основании изучения анатомического строения листьев Аст (Ast, 1942 : 190) пришла к заключению, что по характеру эпидермы между *Desmos* и *Dasymaschalon* имеются резкие отличия («ètant extrêmement différents»). Сопоставляя данные по морфологии пыльцы в двух названных родах, приведенные Уокером (Walker, 1971), мы убедились, что и в этом отношении между ними существуют различия, хотя и не всегда четко выраженные.

Исходя из всего вышеизложенного, мы считаем, что попытка вновь перевести род *Dasymaschalon* в ранг секции рода *Desmos* недостаточно аргументирована. Следовательно, по своим особенностям *Dasymaschalon* заслуживает рассмотрения как самостоятельный таксон родового ранга.

## II. О систематике рода *Dasymaschalon* (Hook. f. et Thoms.) Dalla Torre et Harms

К настоящему времени под названием *Dasymaschalon* известно около 15 видов, распространенных в Южном Китае, Бирме, на Индокитайском и Малаккском полуостровах, на о-вах Суматра, Ява, Борнео и на Филиппинах.

Если габитуально виды *Dasymaschalon* более или менее сходны между собой (в частности, у всех видов листья снизу в той или иной степени сизоватые), то по морфологии генеративных органов они относительно полиморфны. Цветоножки меняются от 2—3 мм дл. (у *D. macrocalyx*) до 40 см дл. (у *D. longipes*). Лепестки бывают мелкие, около 1 см дл. у *D. evrardii*, в то время как у *D. longiflorum* они достигают 15 см дл. Тычиночные надсвязники могут быть усеченными дисковидными (рис. 1, *а*), выпуклыми

(*б*), слегка коническими (*в*) или же остроконечными (*г*). Нередко обнаруживаются и разные тычинки в одном и том же цветке, при этом наружные тычинки по сравнению с внутренними гораздо короче, шире и тоньше и имеют более острый надсвязник (рис. 3, *г*). Что касается плодов, то среди них можно отличать 3 типа. Первый тип характерен для *D. blumei*, *D. macrocalyx*, *D. rostratum*, *D. robinsonii* и *D. evrardii*, у которых плодики четкообразные, расчлененные на почти шаровидные, овальные или яйцевидные сегменты (рис. 2, *а—в*). Второй тип, где сегменты плодика линейно-продолговатые или почти цилиндрические, присущ *D. longiflorum*, *D. sootepense* и *D. yunnanense* (рис. 2, *д—ж*). Переходную форму имеют плодики *D. rostratum* var. *glaucum* (рис. 2, *г*). Наконец, третий тип — плодики *D. lomentaceum*, и особенно *D. clusiflorum* (в случае, когда плодики 2—3-семянные), их плодики бугорчатые, как бы опоясанные, но не расчлененные на отдельные сегменты (рис. 2, *з—и*).

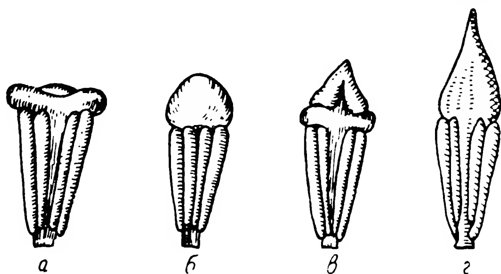



Рис. 1. Различные формы надсвязника тычинок у видов *Dasymaschalon*.

*а* — дисковидный надсвязник; *б* — выпуклый; *в* — конический; *г* — остроконечный.

Таким образом, все таксоны, относящиеся к роду *Dasymaschalon* в нашем понимании, могут быть разграничены по признакам, которые даются в нижеследующем ключе для определения видов.

## КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *DASYMASCHALON*

1. Чашелистики овальные, яйцевидные или яйцевидно-треугольные, мелкие (2—4 мм дл.), не увеличивающиеся при плодах. Листья голые или почти голые.

2. Надсвязник усеченный, выпуклый или слегка конический.

3. Плодики, четко расчлененные на отдельные сегменты.

4. Сегменты плодика почти шаровидные, яйцевидные или слегка продолговатые, не более 1 см дл.

5. Лепестки по крайней мере с наружной стороны волосистые, крупные, всегда более 3 см дл.

6. Листья почти сидячие; черешок 2—5 мм дл.

7. Веточки голые.

8. Листья сверху матовые; жилки 3-го порядка не видны. Лепестки яйцевидно-заостренные или ланцетные. . . . . . . . . . 1. *D. blumei* var. *blumei*.

8′. Листья сверху блестящие; жилки 3-го порядка довольно отчетливо видны с нижней поверхности листа. Лепестки продолговатые, с туповатой верхушкой . . . . . . . . . . *D. blumei* var. *suratense*.

7′. Молодые веточки буровато-войлочные. Листья снизу пурпурно-сизоватые . . . *D. blumei* var. *wallichii*.

6′. Листья на четко выраженном (1—1.5 см дл.) черешке.

9. Цветоножки 2—4 см дл.

10. Плодики 1—2-семенные, волосистые; сегменты почти шаровидные или яйцевидные. Лепестки с обеих сторон опушенные . . . . . . . . . . . . . . 2. *D. rostratum* var. *rostratum*.

10′. Плодики 2—4-семенные, почти голые; сегменты продолговатые. Лепестки совнутри голые . . . . . *D. rostratum* var. *glaucum*.

9′. Цветоножки очень длинные, до 25—38 см. Плодики 1—2-семенные, голые, сегменты яйцевидные . . . . . . . . . . . 3. *D. filipes*.

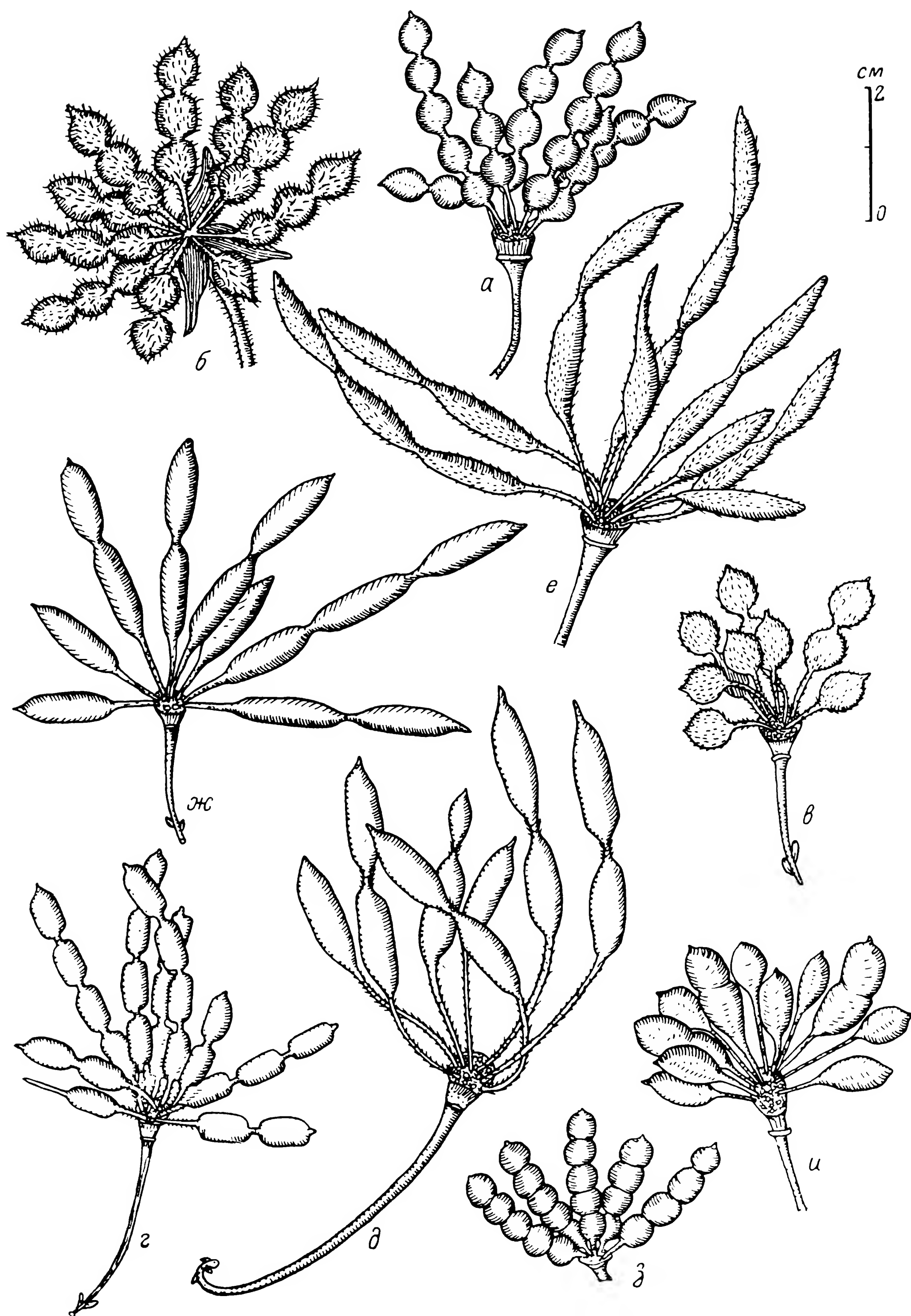



Рис. 2. Плоды у видов *Dasymaschalon*.

*а* — *D. blumei*; *б* — *D. macrocalyx*; *в* — *D. rostratum*; *г* — *D. rostratum* var. *glaucum*; *д* — *D. longiflorum*; *е* — *D. sootepense*; *ж* — *D. yunnanense*; *з* — *D. lomentaceum*; *и* — *D. clusiflorum*.

5′. Лепестки с обеих сторон голые, ланцетные, около 1 см дл. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4. *D. evrardii.*

4′. Сегменты плодика линейно-продолговатые или цилиндрические, 2 см дл.

11. Лепестки с обеих сторон почти голые или иногда снаружи с редкими, опадающими волосками. Плодики почти голые.

12. Лепестки ланцетные очень длинные, 8—15 см дл. и около 1 см шир. Плодики на ножках около 2 см дл. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5. *D. longiflorum.*

12′. Лепестки яйцевидные, 3 см дл. и 2 см шир. Плодики на ножках 1 см дл. . . . . . . . . . . . . 6. *D. yunnanense.*

11′. Лепестки снаружи густоволосистые, изнутри опушенные. Плодики густо опушенные короткими волосками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 7. *D. sootepense.*

3′. Плодики бугорчатые и не расчлененные на сегменты.

13. Молодые веточки почти голые. Листья с четко выраженным черешком. Стилодий и рыльце голые. Плодики на ножках 1—2 см дл.

14. Лепестки 5—7 см дл.

15. Лепестки ромбовидно-хвостатые. Листья продолговато-ланцетные, 8—12×2—3 см . . . . . . . . . . . . *D. clusiflorum* var. *oblongatum.*

15′. Лепестки яйцевидно-ланцетные или ланцетные. Листья обычно продолговатые и более крупные. . . 8. *D. clusiflorum* var. *clusiflorum.*

14′. Лепестки до 11 см дл. . . . . . . *D. clusiflorum* var. *megalanthum.*

13′. Молодые веточки опушены щетинистыми коричневыми волосками. Стилодий и рыльце пушистые. Листья и плодики почти сидячие. . . . . . . . . . . . . . . . . . 9. *D. lomentaceum.*

2′. Надсвязник остроконечный . . . . . . . . 10. *D. robinsonii.*

1′. Чашелистики удлиненно треугольные, 6—15 мм дл., увеличивающиеся при плодах. Листья снизу ржаво-волосистые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 11. *D. macrocalyx.*

Приводим краткий обзор всех исследованных таксонов рассматриваемого рода.

Gen. *Dasymaschalon* (Hook. f. et Thoms.) Dalla Torre et Harms, 1901. Gen. Siphon. : 174. — *Unona* sect. *Dasymaschala* Hook. f. et Thoms. 1855. Fl. Ind. 1 : 134. — *Desmos* sect. *Dasymaschalus* (Hook. f. et Thoms.) Saff. 1912. Bull. Torr. Bot. Club, 39 : 507.

Lectotypus: *D. blumei* Fin. et Gagnep.

1. *D. blumei* Fin. et Gagnep. 1906. Bull. Soc. Bot. Fr. Mém. 4 : 143. — *Unona dasymaschala* Blume, 1830. Fl. Jav. Annon. : 55, tab. 27. — *U. coelophloea* Scheff. 1869. Flora, 52 : 300. — *U. cleistogama* Burck ex Boerl. 1899. Icon. Bogor. 1 : 127 et 201, tab. 72. — *Dasymaschalon coelophloeum* (Scheff.) Merr. 1915. Philipp. J. Sci. Bot. 10 : 237. — *D. cleistogamum* (Burck) Merr. 1915, l. c. : 237. — *Desmos dasymaschalus* (Blume) Saff. 1912. Bull. Torr. Bot. Club, 39 : 507. — Typus: описан с Явы (Java, herb. Blume) (рис. 2, *а*).

Широко распространен в Малайзии, Бирме, Таиланде, на Яве, Суматре и Борнео. Характерны листья без жилок 3-го порядка. Вид довольно

полиморфный по размерам листьев, которые варьируют от очень мелких (5—8×2—3 см) у образца «King (15 IX 1894) s. n.» (A) на Андамана, до более крупных (16—21×6—7 см) у экземпляра «Zollinger 3241» (LE) и многих других.

S p e c i m i n a   e x a m i n a t a. India, Pierre 3676 (A); King (15 IX 1894) s. n. (A); King 22 VIII 1891 s. n. (US); Falconer s. n. (A). — Perak,

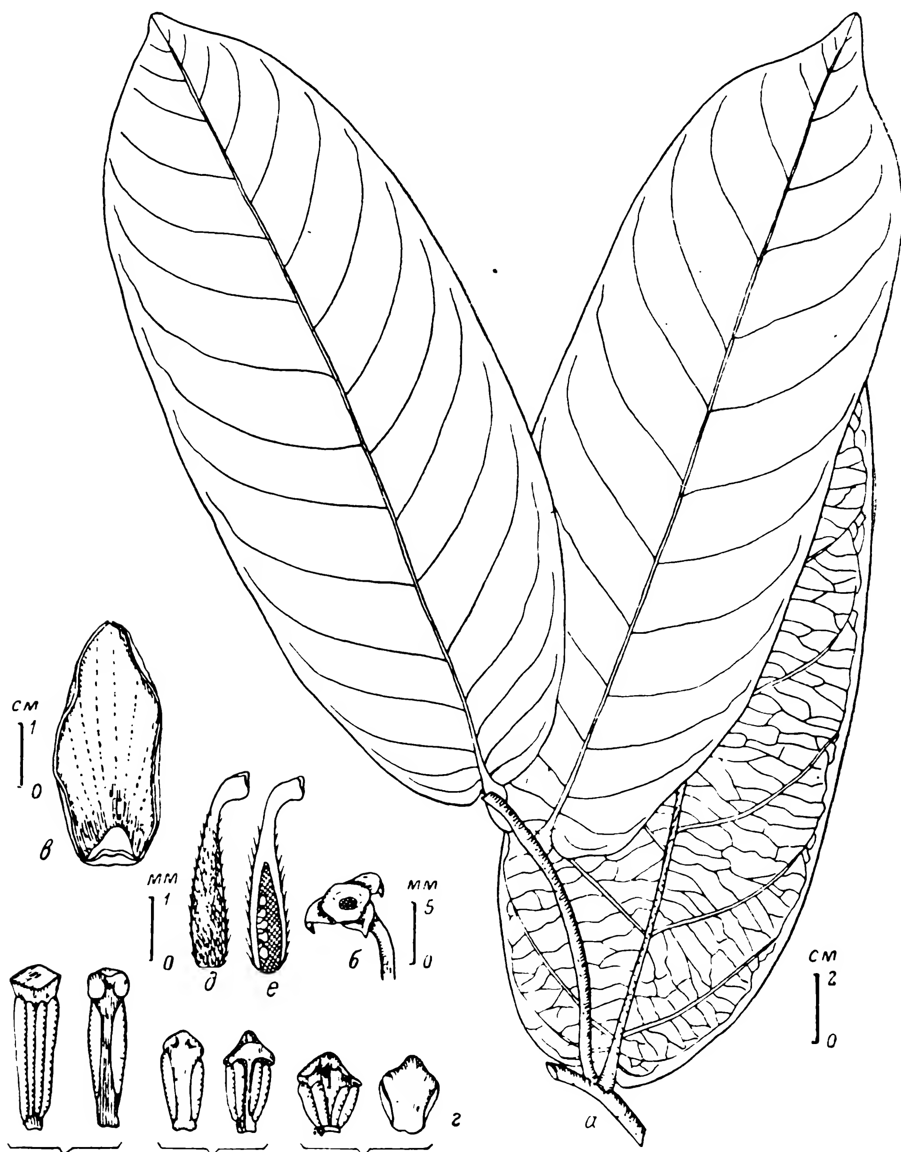



Рис. 3. *Dasymaschalon blumei* var. *suratense* Ban.

*а* — веточка с листьями; *б* — чашечка; *в* — лепесток; *г* — различные формы тычинок; *д* — плодолистик; *е* — он же в продольном срезе (по экземпляру «Snan 468 (=Roy. For. Depart. num. 15 002)» holotypus, A).

King 5712 (US). — Sumatra, Forbes 1310 (US); Korthals s. n. (US); Rahmat Si Boeea 6581 et 9111 (US); Krukoff 4253 (LE, US). — Java, Zollinger 3241 (LE); Merrill (XI 1902) s. n. (US — определено как *Unona coelophloea* Scheff.).

**D. blumei** var. **wallichii** (Hook. f. et Thoms.) Ban, comb. nov. — *Unona dasymaschala* var. *wallichii* Hook. f. et Thoms. 1855. Fl. Ind. 1 : 135. — *Desmos dasymaschalus* var. *wallichii* (Hook. f. et Thoms.) Ridley, 1922. Fl. Mal. Pen. 1 : 47. — T y p u s: Singapore, Wallich cat. № 6421A (K).

Встречается в Малайзии и Таиланде. Отличается от типовой разновидности буровато войлочным опушением на молодых веточках, лепестками с внутренней стороны голыми и листьями снизу пурпурно-сизоватыми.

S p e c i m i n a examinata. Malaya, King 3257 (US), Burkill 197 (US). Кроме того, к этой разновидности, по всей вероятности, относится и образец «Merrill (X 1902) s. n.» (US), который собран в Ботаническом саду Богор и был определен как *Unona cleistogama* Burck.

**Dasymaschalon blumei** var. **suratense** Ban, var. nov. (fig. 3). — A varietate typica foliis supra nitidis, subtus nervulis tertiariis subprominentibus et petalis oblongis apice obtusis differt. A varietate *wallichii* ramusculis glabris distinguitur.

T y p u s: Thailand, Pen. Surat, Snan 468 (=Roy. For. Depart. num. 15 002) (Holotypus — A!).

2. *D. rostratum* Merr. et Chun, 1934. Sunyats. 2 : 8, tab. 4. — T y p u s: China, Kwangtung, Tso 23 456 (NY). (Рис. 2, *в*).

Описан из Южного Китая (Kwangtung et Kwangsi). Очень близок к *D. filipes*, у которого, однако, цветоножки гораздо длиннее и плодики почти голые.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a: Tonkin, Quang ninh, Ha coi, Tsang 27 233 (A); ibid., Tsang 29 320 (A, LE — под названием *D. blumei*); Vinh phu, Tam dao, Nguyen Van Doan 3684 (LE); Ha tay, Ba vi, Petelot 2609 (A — определено как *D. glaucum*); Lao cai, Sa pa (Chapa), Petelot 8647 (A).

**D. rostratum** var. **glaucum** (Merr. et Chun) Ban, stat. nov.— *D. glaucum* Merr. et Chun, 1935. Sunyats. 2 : 227, fig. 25. — T y p u s: Hainan, Dung ka (=Tung Gag), Chun and Tso 43 521 (NY; isotypus — A!). (Рис. 2, *г*).

По-видимому, эндемик о. Хайнань. Поскольку отличительные от *D. rostratum* признаки, приведенные Мерриллом и Чуном (Merrill a. Chun, 1935 : 229), не четко выражены, мы уменьшаем этот таксон в ранг разновидности *D. rostratum*. Среди исследованных образцов из Хайнаня обнаружено, что у «Wang 331 516» (A) плодики волосистые, а у экземпляров «Wang 34 496» (A) и «Liang 63 258» (A) плодики с яйцевидными сегментами.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a: Hainan, Wang 33 516 (A); Wang 33 636 (US); Wang 34 496 et 34 713 (A); Liang 62 628 (US); Liang 63 085 (A); Liang 63 258 (A); Lau 598 (paratypi — A, BM, US); Lau 27 264 (A); Lau 27 330 (A); Chun a. Tso 43 521 (isotypus — A); Chun a. Tso 43 889 (paratypi — A, US); Wang, Helm a. Schultze-Motel 1939 (LE).

Здесь следует отметить, что указание Аст (1938 : 113) на наличие *Dasymaschalon glaucum* во флоре Вьетнама (Deo dang, Tu phap, Phu quy), наверное, не совсем точно. Образец из пров. Нгеан (Phu quy, Ke bon) «Poilane 16 553» (A — определен как *Dasymaschalon glaucum*) сходен с хайнаньскими растениями лишь по форме сегментов плодика, но хорошо отличается от последних опушением, причем плодики у этого экземпляра 1—2-семенные (признак *D. rostratum*). Названный образец очень похож на образцы «Petelot 2157» (A) и «Petelot 6694» (A), которые собраны в Сев. Вьетнаме (Lang son, Dong mo, Van Linh). Морфология цветка у последнего номера (лепестки, опушенные с обеих сторон, плодолистиков около 50, рыльце сидячее) показывает, что эти растения отличаются от *D. glaucum* (у которого лепестки совнутри голые, плодолистиков около 20, стилодий четко выражен) и сочетают в себе признаки как *D. rostratum*, так и *D. sootepense*. Их, по-видимому, можно рассматривать как особую разновидность *D. sootepense*. В то же время у образца «Petelot 1273» (US), собранного из пров. Нинь-бинь (Cho ganh), плодики представляются как бы «переходным звеном» между вышеперечисленными образцами и экземплярами, принадлежащими к *D. rostratum*.

3. **D. filipes** (Ridley) Ban, comb. nov. — *Unona filipes* Ridley, 1913. J. Linn. Soc. Bot. 41 : 287. — *Desmos filipes* (Ridley) Ridley, 1917. J. As.

Soc. Str. Br. 75 : 6. — S y n t y p i: Malaya, Perak, Scortechini 342 (SING, CAL, K); King 5291 (SING, CAL, DD, K); Wray 609 (SING, K).[1]

Распространен в Малайзии и Таиланде. Близок к *D. rostratum* и имеет некоторое сходство с *D. longiflorum*.

4. *D. evrardii* Ast, [1938 in Humbert, Suppl. Fl. Gen. Indoch. 1 : 114, descr. galic] 1940. Not. Syst. 9 : 84. — T y p u s: Annam, Phan thiet, Evrard 1656 (P).

Описан из центральной части Вьетнама. Характерны голые чашелистики и лепестки. Габитуально несколько напоминает *D. sootepense*, но по плодикам больше всего близок к *D. filipes*.

5. *D. longiflorum* (Roxb.) Fin. et Gagnep. 1906. Bull. Soc. Bot. Fr. Mém. 4 : 143. — *Unona longiflora* Roxb. 1814. Hort. Bengal. : 43; id. 1832. Fl. Ind. 2 : 668. — *Desmos longiflorus* (Roxb.) Saff. 1912. Bull. Torr. Bot. Club, 39 : 507. — T y p u s: India, Silhet. (Рис. 2, *д*).

Встречается в Индии и, может быть, является ее эндемиком. Характерны очень длинные (8—15 см) лепестки и плодики, расчлененные на линейно-продолговатые (почти цилиндрические) сегменты. Кроме того, у этого вида, как и у *D. clusiflorum*, листья со своеобразным жилкованием; жилки 2-го и 3-го порядков хорошо выражены с обеих сторон листа, что весьма сходно с жилкованием у родов *Artabotrys* и *Cyathocalyx*.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a: India, Chittagong, Hooker a. Thomson s. n. (A); ibid., Lister 251 (US); Khasia a. Silhet, Hooker a. Thomson s. n. (A, p. p.); Assam, Gowahatti, King (III 1893) s. n. (A); Assam, King s. n. (A); ibid. Jenkins s. n. (US).

Следует отметить, что гербарный лист «Hooker and Thomson s. n.» (A), собранный из «Khasia and Silhet», включает разные материалы; первая веточка (с цветоножкой) вместе с цветком в пакете и отдельно приклеенным плодом принадлежит названному таксону, в то время как вторая веточка (плодоносящая) в отличие от первой имеет односеменные, яйцевидные плодики и очень сходна с образцом «Clarke 44 444A» (US — под названием *Unona longiflora*). Два последних, вероятно, относятся к другому таксону, скорее всего к *D. clusiflorum*.

6. **D. yunnanense** (Hu) Ban, comb. nov. — *Pheanthus yunnanensis* Hu, 1940. Bull. Fan Mem. Inst. Biol. Peiping, Bot. ser. 10 : 125. — T y p u s: China, Yunnan, C. W. Wang 79 167 (err. «19 167») (A!). (Рис. 2, *ж*).

Встречается в Юго-Западном Китае и Таиланде. По плодам очень сходен с *D. longiflorum* и *D. sootepense*, но по совокупности признаков, а также габитуально этот вид больше всего близок к последнему.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a: China, Yunnan, Che-Li Hsien, C. W. Wang 79 167 (typus — A). — Siam, Chieng mai, Doi Sutep, Th. Sorensen, K. Larsen a. B. Hansen 2988 (A).

Вид, который был описан как *Phaeanthus yunnanensis* Hu, основанный на образце C. W. Wang 79 167 fr. (A), безусловно принадлежит к роду *Dasymaschalon*, так как у этого экземпляра плодики четкообразные, расчлененные на цилиндрические сегменты, а в первоописании Ху (Hu, 1940 : 125) отмечает у своего вида завязь с 2—5 семезачатками (у *Phaeanthus* семезачатков 1 (2) и плодики односеменные, обычно яйцевидные). Мы не видели образцов с цветками, принадлежащих типовому материалу, но указание Ху на 6 лепестков для этого вида сомнительно. Более того, Ху указывает, что чашелистики здесь очень мелкие (1 мм дл.). При обработке рода *Dasymaschalon* мы неоднократно обнаруживали, что верхний край цветоножки, расширяющейся кверху под околоцветником, образует выросты (до 1.2 мм дл.), которые чередуются с чашелистиками. Эти выросты можно принять за «чашелистики», а настоящие чашелистики — за «наружные лепестки».

7. *D. sootepense* Craib, 1912. Kew Bull. : 144. — S y n t y p i: Siam, Chieng mai, Doi Sootep, Kerr 1364 (BM!) et 1777. (Рис. 2, *е*).

---

[1] Синклер (Sinclair, 1955 : 271) неправильно принял образец «Kloss s. n.» (K) за «type material» для данного таксона.

Распространен в Таиланде, Камбодже и центральной части Вьетнама. Имеет много общего с *D. longiflorum* и *D. yunnanense* и, возможно, близок также к *D. rostratum*.

Specimina examinata: Siam, Chieng mai, Doi Sootep (4 IX 1910), Kerr 1364 (Syntypus — BM); ibid., (7 VI 1914), Kerr 1364? (BM). — Cambodge, Kong Speu, Pnom Krapoeu, Poilane 17 660 (A); ibid., Poilane 17 704 (A). — Annam, Kontum, Poilane 18 191 (A).

8. *D. clusiflorum* (Merr.) Merr. 1915. Philipp. J. Sci. Bot. 10 : 223. — *Unona clusiflora* Merr. 1906. Grovt. Lab. Publ. Philipp. 35 : 13. — *U. dasymachala* F. Vill. 1880. Nov. App. : 5 non Blume. — *U. longiflora* Vidal, 1880. Cat. Pl. Prov. Manila: 16 non Roxb. — *Polyalthia clusiflora* (Merr.) Robins. 1908. Bull. Torr. Bot. Club, 35 : 68. — Typus: Philippine, Luzon, Bataan, Merrill 2521 (US!). (Рис. 2, *u*).

Широко распространен на Филиппинах, и по Мерриллу (Merrill, 1923 : 175), является здесь эндемиком. Однако, по нашему мнению, как выше уже отмечалось, к этому виду наверное относится образец «Clarke 44 444A» (US), а также часть экземпляра «Hooker a. Thomson s. n.» (A), которые собраны из Индии (Khasia and Silhet). Сходство этого вида с *D. blumei* было указано еще Мерриллом (1906 : 13), однако у данного вида плодики совершенно иного характера. С другой стороны, по листьям он очень близок к *D. longiflorum* и *D. filipes* и по совокупности признаков примыкает больше всего к последнему.

Specimina examinata. Philippine, Babuyanes, Penas 26 708 (A); Luzon, Adduru 205 (US), Escritor 21 175 (US), Whitford 825, 1214 et 1289 (US), Ramos 493, 1004 et 16610 (US), Ahern 2871 (US), McGregor 22 864 (US), Merrill 2521 (isotypus — US), Williams 13 et 254 (US); Samar, Ramos 24 275 et 24 325 (US), Sablay 21 (US); Biliran, McGregor 18 981 (US); Masbate, Merrill 3385 (US); Palawan, Merrill 9411 (US); Leyte, Wenzel 184 (US), Fajatin 22 927 (US); Bohol, Ramos 42 713 (US); Dinagat, Ahern 454 (US); Mindanao, Elmer 11 721 (US), Ramos a. Edano 49 277 (US), Philippine sine loco, Loher 5614 (US).

*D. clusiflorum* var. *megalanthum* Merr. 1915. Philipp. J. Sci. Bot. 10 : 237. — Typus: Luzon (Peninsula Caramoan), Camarines, Curran 10 686 (NY).

Эндемик Филиппин (Merrill, 1923 : 175). Отличается от типовой разновидности лишь крупными (до 11 см дл.) лепестками.

**D. clusiflorum** var. **oblongatum** (Merr.) Ban, stat. nov. — *D. oblongatum* Merr. 1915. Philipp. J. Sci. Bot. 10 : 237. — Typus: Philippine, Luzon, Merrill 9703 (US!).

Эндемик Филиппин (Merrill, 1923 : 175). Тип «*D. oblongatum*» отличается от типа *D. clusiflorum* по указанным Мерриллом (1915 : 237) признакам, однако исследование многочисленных образцов, принадлежащих к названным таксонам, побуждает нас рассматривать первый вид как особую разновидность последнего. Переходные формы обнаружены, например, у образца «Ramos 16 610» (US).

Specimina examinata; Philippine, Luzon, Merrill 9703 (isotypus — US), Elmer 6016 (paratypus — US), Curran 10 884 (US), Ramos a. Edano 29 608 (US — определен как *Dasymaschalon clusiflorum*).

9. *D. lomentaceum* Fin. et Gagnep. 1906. Bull. Bot. Soc. Fr. Mém. 4 : 143, tab. 20 B. — Syntypi: Cambodge, Angkor, Godefroy et Harmand 632 (P); Pursat, Godefroy et Harmand 318 (P), Pierre 1746 (P); — Cochinchine, Harmand s. n. (P). (Рис. 2, *з*).

Распространен в Южном Вьетнаме, Камбодже и Лаосе. Характерны плодики почти сидячие, лишь опоясанные, а не расчлененные на отдельные сегменты. Имеет некоторое сходство с *D. macrocalyx*.

Specimina examinata: Cambodge, Angkor, Thorel 2078 (LE), Bejeano 179 (A). — Laos, Savanakhet, Poilane 11 699 (A), Poilane 28 048 (A, BM, US).

10. *D. robinsonii* Ast [1938 in Humbert, Suppl. Fl. Gen. Indoch. 1 : 115, fig. 9, descr. galic] 1940. Not. Syst. 9 : 84. — S y n t y p i: Annam, Nha trang, Robinson 1349 (P); Ninh hoa, Poilane 6829 et 8140 (P); Hon Tre, Poilane 2965 (P).

Встречается в центральной части Вьетнама. Характерны тычинки с остроконечным надсвязником. Имеет много общего с *D. macrocalyx* (от которого, однако, отличается голыми листьями) и очень близок к *D. lomentaceum.*

11. *D. macrocalyx* Fin. et Gagnep. 1906. l. c. : 144. — *D. trichophorum* Merr. 1930. Lingn. Sci. J. 1928, 6 : 326. — S y n t y p i : Cochinchine, Tayninh, Pierre 1368 (P); Bienhoa, Pierre 1368 (A, BM!); Paulo-Condor, Harmand 888 (P); t y p u s *D. trichophori*: Hainan, Shui Mi, Tsang 17 128 (A, US!). (Рис. 2, *б*).

Описан из Южного Вьетнама, встречается и в Центр. Вьетнаме, а также на о. Хайнань. В отличие от всех приведенных таксонов этот вид имеет крупные удлиненно-треугольные, увеличивающиеся при плодах чашелистики; листья с нижней поверхности, а также молодые веточки опушены своеобразными ржавыми волосками.

S p e c i m i n a  e x a m i n a t a: Cochinchine, Bien hoa, Pierre 1368 (syntypi — A, BM); Poilane 21 288 (US), Poilane 21 293 et 21 438 (A), Poilane 21 443 (A, US), Poilane Ch. 196 (A). — Annam, Phan rang, Poilane 2459 (A, US), Poilane 8615, 8809, 8841, 9363 et 12 303 (A), Poilane 17 885 (US); Nhatrang, Poilane 5226 (A); Nghe an, A. Л. Тахтаджян 0345 (LE). — Hainan, Chun a. Tso 44 560 (A, LE, US); How 70 714 (A, LE); Lau 311 (A, BM, US), Lau 1756 (BM, LE), Lau 3078 (A, LE), Lau 4893 et 26 932 (A); Lei 30 (A, US); Liang 61 659 (A, LE, US), Liang 63 509 (A), Liang 66 484 (US), Liang 69 333 (A); Tsang 16 433 (A, US), Tsang 17 128 (isotypi *D. trichophori* — A, US); C. Wang 33 350 (US), C. Wang 34 475 (A).

При изучении всех перечисленных образцов мы убедились в том, что южновьетнамские (Cochinchine, Bien hoa) растения имеют несколько отличный от других образцов характер; у них цветоножки очень короткие (2—5 мм дл.), с одним мелким прицветником при основании, стилодий голый, четко выраженный и плодики волосистые. В то же время у растений, собранных Пойланом в центральной части Вьетнама (Annam, Phanrang), напротив цветоножки значительно длиннее (1.5—3.5 см), с крупным листовидным прицветником, стилодий опушенный, очень короткий, а плодики голые. По указанным признакам экземпляры из Phanrang очень сходны с образцами, которые собраны на о. Хайнань и были определены как *D. trichophorum.* Однако другой образец Пойлана (Poilane 5226) из соседней провинции (Annam, Nhatrang) и экземпляр А. Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 0345) из Нгеан как будто сочетают в себе признаки обеих групп: у «Poilane 5226» цветоножка 1.3 см дл. и плодики опушенные, в то время как у «Тахтаджян, 0345», наоборот, плодики голые, цветки почти сидячие. В связи с этим нам кажется, что Аст (Ast, 1938) была права, включая *D. trichophorum* в синонимы *D. macrocalyx.*

12. *D. scandens* Merr. 1915. Philipp. J. Sci. Bot. 10 : 238. — T y p u s: Philippine, Palawan, Merrill 9277 (PNH vel NY?). — P a r a t y p u s: ibid., Elmer 12 803 (US!).

Вид, описанный Мерриллом (1915 : 238) как «*Dasymaschalon scandens*», вызывает большое сомнение, так как при описании его автор основывался лишь на образцах в фазе плодоношения. Габитуально, а также по характеру жилкования листьев, это растение сильно отличается от всех вышеприведенных таксонов. Более того, паратип названного вида (Elmer 12 803 — US) в некоторой степени сходен с образцами («King 6136» — LE, «Pierre 1317 et 1342» — LE, «Thorel 2086 et 3178» — LE), которые мы [1] отнесли к видам рода *Mitrella.*

---

[1] Н г у е н  Т ь е н  Б а н, 1974. Критические заметки о родах *Melodorum* Lour., *Mitrella* Miq. и *Rauwenhoffia* Scheff. (*Annonaceae*). Бот. ж. 59, 2 : 244—245.

ЛИТЕРАТУРА

A s t S. (1938). *Dasymaschalon.* В кн.: H. Humbert. Supplement Flore Génerale de l'Indo-Chine, 1, 1. — A s t S. (1940). Anonacées nouvelles d'Indochine. Not. Syst., 9, 2. — A s t S. (1942). Recherches sur les Anonacées d'Indochine. Mem. Mus. Nat. Hist. Nat., nouv. ser., 16, 3. — B l u m e C. L. (1830). Flora Javae, *Annonaceae.* — B o e r l a g e J. G. (1899). Notes sur les Anonacées du Jardin botanique de Buitenzorg. Icon. Bogor., 1. — C r a i b W. G. (1912). Contribution to the Flora of Siam, add. 1. Kew Bull., 3. — D a l l a T o r r e C. G. de a. H. H a r m s. (1901). *Dasymaschalon* in Genera Siphonogamarum ad Systema Englerianum conscripta. — F i n e t A. et F. G a g n e p a i n. (1906). Contribution à l'étude de la flore de l'Asie orientale d'aprés l'Herbier. Bull. Soc. Bot. France, Mém. 4. — F i n e t A. et F. G a g n e p a i n. (1907). *Dasymaschalon.* В кн.: H. Lécomte, Flore Générale de l'Indo-Chine, 1. — F r i e s R. E. (1959). *Annonaceae.* В кн.: A. Engler u. K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, 17a, 2. — H o o k e r J. D. a. Th. T h o m s o n. (1855). Flora Indica, 1. — H o o k e r J. D. a. Th. T h o m s o n. (1872). *Unona.* В кн.: J. D. Hooker. The Flora of British India, 1. — H u H. H. (1940). Notulae systematicae ad floram Sinensem, 10. Bull. Fan Mem. Inst. Biol., (Peiping), bot. ser., 10, 3. — H u t s c h i n s o n J. (1923). Contribution towards a phylogenetic classification of flowering plants, 2. The Genera of *Annonaceae.* Kew Bull., 1923, 7. — H u t c h i n s o n J. (1964). The genera of flowering plants, 1. — H u t c h i n s o n J. (1969). Evolution and phylogeny of flowering plants. — M e r r i l l E. D. (1906). New or noteworthy Philippine plants, 4. Govt. Lab. Publ. Philipp., 35. — M e r r i l l E. D. (1915). Studies on Philippine *Annonaceae*, 1. Philipp. J. Sci. Bot., 10, 4. — M e r r i l l E. D. (1923). An Enumeration of Philippine flowering plants, 2.— M e r r i l l E. D. (1930). A second supplementary list of Hainan plants. Lingnan Sci. J., 6, 4. — M e r r i l l E. D. a. W. Y. C h u n. (1934). Contribution to our knowledge of the Kwangtung flora, 2. Sunyatsenia, 2, 1. — M e r r i l l E. D. a. W. Y. C h u n. (1935). Additions to our knowledge of the Hainan flora, 2. Sunyatsenia, 2, 3—4. — R i d l e y H. N. (1913). An expedition to mount Menuang Gasing, Selangor. J. Linn. Soc. Bot., 41.— R i d l e y H. N. (1922). The flora of the Malay Peninsula, 1. — R o b i n s o n C. B. (1908). Alabastra Philippinensia, 1. Bull. Torr. Bot. Club, 35, 2. — R o x b u r g h W. (1814). Hortus Bengalensis. — R o x b u r g h W. (1832). Flora Indica, 2.— S a f f o r d W. E. (1912). *Desmos* the proper generic name for the so-called *Unona* of the Old World. Bull. Torr. Bot. Club, 39. — S i n c l a i r J. (1955). A revision of the Malayan *Annonaceae.* Gard. Bull. Singapore, 14, 2. — W a l k e r J. W. (1971). Pollen morphology, phytogeography and phylogeny of the *Annonaceae.* Contr. Gray Herb., 202.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 21 III 1974.

---

*УДК 581.9 (571.651)*

**Б. А. Юрцев, П. Г. Жукова, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. А. Секретарева**

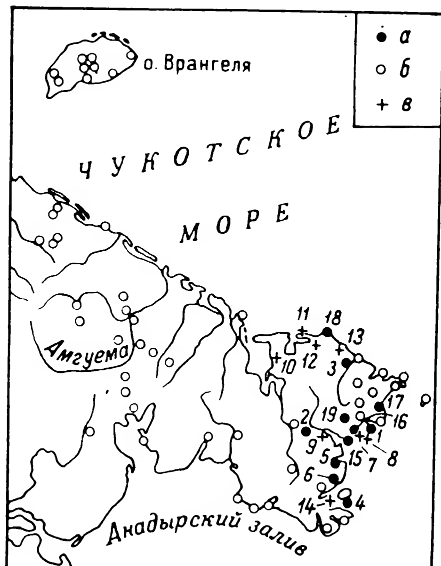
# ИНТЕРЕСНЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ВОСТОКЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА. III

B. A. YURTSEV, P. G. ZHUKOVA, T. V. PLIEVA, V. YU. RASZHIVIN, N. A. SEKRETAREVA. INTERESTING FLORISTIC FINDS IN THE EASTERNMOST CHUKOTKA PENINSULA. III

Продолжение флористических исследований на востоке Чукотского полуострова (Юрцев и др., 1972, 1973) позволило обнаружить летом 1972 г. 33 вида и расы, ранее не приводившихся (или ошибочно приводившихся) для полуострова, в том числе 5 новых для науки (описания двух из них опубликованы, остальные — готовятся к печати); 20 таксонов ранее не приводились для Чукотки, в их числе 14 не были известны на всей или основной части территории Северо-Восточной Азии; 9 из них представляют добавление к флоре СССР (и Евразии в целом). В статье дается аннотированный перечень новых находок 98 таксонов и обсуждается их значение.

Летом 1972 г. флористические исследования на востоке Чукотского полуострова проводились двумя группами флористов. Первая группа (Б. А. Юрцев, В. Ю. Разживин — все пункты; Н. А. Секретарева — все пункты, кроме пос. Янракыннот и Сенявинских горячих ключей; П. Г. Жу-

кова — с конца июня до 3 августа) исследовала конкретные флоры следующих пунктов: (1) пос. **Лаврентия** (25 VI—5 VII и 14—18 VII),[1] (2) район термальных источников на р. **Гильмимливеем** в 15 км к ВЮВ от оз. Иони (5—13 VII), (3) район впадения р. **Путукунейвеем** в р. Чегитунь (19 VII—1 VIII), (4) восточная часть о. **Итыгран** (4—9 VIII), (5) район низовий р. **Гетлянен** у западной оконечности лагуны Гетлянен (9—18 VIII), (6) окрестности пос. **Янракыннот** на берегу прол. Сенявина (21—25 VIII). Кроме того, кратковременные сборы делались во время посадок вертолета (17 VII) к В от пос. Лорино близ устья р. **Кукунь** (7) и (8) в 15 км восточнее (у южного подножья хр. Тенианый), на юго-западном побережье Мечигменской губы западнее г. **Коле** (9), на горах к В от Колючинской губы в истоках р. **Тенинваам** (10), близ пос. **Нешкан** (11) и (12) на низкой вершине к Ю от горы **Ымылиней** и к ЮВ от Нешканской лагуны и, наконец, (13) на сложенных известняками вершинах между пос. Энурмино и устьем р. Путукунейвеем (к востоку от горы **Кычупей**); в конце августа Б. А. Юрцев и В. Ю. Разживин на судне «Вега» посетили (14) район **Сенявинских** горячих **ключей** (26 VIII).




Пункты флористических исследований на востоке Чукотского полуострова в 1972 г.

*Цифрами* обозначены порядковые номера пунктов, под которыми они перечислены в тексте статьи (стр. 000); *а* — пункты детальных исследований авторов в июне—августе 1972 г.; *б* — другие пункты детальных исследований Чукотской экспедиции Ботанического института АН СССР в 1964—1972 гг.; *в* — пункты кратковременных сборов авторов в 1972 г.

Вторая группа (Т. В. Плиева, Л. П. Горбунова и И. И. Макарова) исследовала конкретные флоры следующих пунктов: (15) пос. **Лорино** (3—5, 9—15 VII), (16) **Лоринские** горячие **ключи** (6—8 VII), пос. Лаврентия (15—17 VII, 6—13 VIII), (17) бухта **Поутен** (17—25 VII), (18) пос. **Энурмино** (25 VII—6 VIII) и (19) верховья р. **Лорэн** (13—19 VIII). Местонахождения пунктов сбора показаны на нашем рисунке под указанными выше в скобках номерами.

Общие природные условия восточной части Чукотского полуострова были охарактеризованы в первом сообщении (Юрцев и др., 1972). Ниже, с краткими комментариями, перечислены наиболее интересные флористические находки. Как и в предыдущих сообщениях (Юрцев и др., 1972, 1973), значение новых находок показано условными значками: * — первая находка вида или подвида на Чукотском полуострове, ** — первая находка в пределах всей Чукотки, *** — первая находка в Северо-Восточной Азии (или на основной части территории Северо-Востока), **** — первая находка в СССР и Евразии, ***** — новый для науки вид или подвид. Описания 3 новых для науки видов из числа впервые найденных в 1972 г. будут опубликованы отдельно; в приводимый ниже перечень они не включены.

*Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz.[2] Гильмимливеем: на обоих участках выходов горячих вод, редко, на луговинах подножий склонов (сборы 9 и 10 VIII).

---

[1] В дальнейшем тексте выделенные полужирным шрифтом названия приводятся без уточнения.

[2] Определения всех видов папоротников подтверждены А. Е. Бобровым, которому мы рады выразить искреннюю благодарность.

*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. Гильмимливеем: подножье и нижняя часть СВ склона правого (горного) борта долины, на сухих луговинах, массово, местами по щебню, над ручьем с горячей водой (сборы 5 и 8 VII).

*** *Botrychium lanceolatum* (Gmel.) Ångstr. Гильмимливеем: луга высокой поймы вблизи термальных источников, на двух небольших участках, изредка, вместе с *B. lunaria* (L.) Sw. (8 и 11 VII) (*B. lunaria* встречен также на Путукунейвееме и Гетлянене). Ближайшие местонахождения *B. lanceolatum* — на северном побережье Охотского моря, Камчатке и Командоро-Алеутской цепи островов. Близкий вид — *B. boreale* (E. Fries) Milde — на Чукотском полуострове, по-видимому, отсутствует; цитированные образцы из р-на Чаплинских ключей (Толмачев, 1960) скорее относятся к форме *B. lunaria* со слаболопастными сегментами вайи (собраны в угнетенном состоянии; LE); подобные экземпляры обычны и среди сборов из района Гильмимливеем.

*** *Equisetum sylvaticum* L. Гетлянен: высокая надпойменная терраса у подножья правого борта горной долины (в 5 км от устья), сборы 15 VIII. Встречены 2 клона: в луговинной хвощевой тундре с голубикой и *Salix pulchra* в неглубокой ложбине стока и в травяном ивняке (*S. pulchra*) в соседней ложбине стока, на пролюво-делювии кислого состава. В обоих случаях — в большом обилии, со спороносами. Ближайшие местонахождения — на п-ове Сьюард и юге Корякского побережья.

2 других бореальных вида хвощей на востоке Чукотского полуострова более обычны: *E. pratense* Ehrh., собранный нами в 4 пунктах (Гильмимливеем, Итыгран, Гетлянен, Янракыннот), *E. palustre* L. — в 2 пунктах (Путукунейвеем, Янракыннот).

*Selaginella selaginoides* (L.) Link. Путукунейвеем: задернованные карбонатные галечники высокой поймы, на прогалинах среди ивняка, 19 VII.[1]

* *Potamogeton filiformis* Pers. Итыгран: дельта реки, мелкие водоемы с теплой водой в полосе приморских осочников, 6 VII, цв. (образцы с развитыми плодами отсутствуют).

Растения, собранные вблизи горячих ключей у истоков р. Гильмимливеем («кратерная» долина, водоем со слабо нагретой водой, 9 и 12 VII, цв., 2n=86), возможно, принадлежат к ****P. pectinatus* L. (листья более широкие, с несколькими жилками и остроконечием), однако недоразвитость плодиков затрудняет точное определение.

*** *Ruppia spiralis* L. Гильмимливеем: русло ручья с горячей водой, 6 VII, незр. пл., 2n=40. Образцы собраны на мелководных участках; возможно, что поэтому цветоносы короткие, без четко выраженной спиральной закрученности у основания. Ближайшие местонахождения: южная Камчатка, о-ва Прибылова, восточные Алеуты.

*Triglochin palustris* L. Гильмимливеем: долина термальных источников, на отепленных участках. Итыгран: сырые осочники в пойме реки в ее нижнем течении, в зоне редких приливов и выше, местами обильно. Гетлянен: левое русло реки в 5 км от устья, в полосе слабого влияния приливов, очень редко. Во всех трех пунктах изредка можно встретить плодоносящие растения. Прежде известное местонахождение на Чукотке — близ Сенявинских горячих ключей; другие ближайшие местонахождения — на п-ове Сьюард и Корякском побережье (зал. Корфа).

*Calamagrostis purpurascens* R. Br. Путукунейвеем: очень обычен в известняковых каньонах Янракыннот: известняковые останцы.

*Agrostis scabra* Willd.[2] Гильмимливеем: берега водоемов с горячей водой. Американский бореальный вид, заходящий на азиатское побережье Берингова моря. На Чукотке — только у горячих ключей; первая находка вида в удалении от берега моря (в 30 км от вершины Мечигменской губы).

---

[1] Редкие растения, общее распространение которых обсуждалось в предыдущих сообщениях, как правило, приводятся без комментариев.

[2] Сборы злаков любезно просмотрены Н. Н. Цвелевым, выражаем ему искреннюю признательность.

*Puccinellia hauptiana* (Krecz.) Kit. Гильмимливеем: на незадернованных отепленных сухих и сыроватых участках, часто (5 VII, 2n=28). Встречены только карликовые экземпляры с полупростертыми цветоносами 3—5 см дл.; у некоторых растений веточки метелки гладкие. Единственное не сорное местонахождение вида на Чукотке; местная популяция морфологически несколько уклоняется от типической формы.

× *Pucciphippsia czukczorum* Tzvel. Янракыннот: материковый берег морской лагуны, вблизи склона со снежником, часто, 23 VIII, цв. Первое местонахождение на юго-восточном побережье полуострова.

× *Arctodupontia scleroclada* (Rupr.) Tzvel. Нов. сист. высш. раст., 1973, 10 : 91. Итыгран: берег пролива Сенявина (северное побережье острова), сырая западина среди берегового вала с зарослью *Leymus villosissimus*, 7 VII, цв. Второе местонахождение на Чукотском полуострове.

*Pleuropogon sabinii* R. Br. Пос. Лаврентия, Гетлянен. Первые находки на берингийском побережье Чукотского полуострова, где вид очень редок.

*Festuca baffinensis* Polun. Путукунейвеем, Итыгран, Янракыннот. Первые находки на известняках юго-восточной части полуострова.

*F. auriculata* Drob. Путукунейвеем, Гетлянен. В районе Путукунейвеем на левом берегу р. Гунгувеем встречены 2 небольших участка тундро-степной растительности с согосподством этого вида (южный склон останцовой скалы, на щебнисто-мелкоземистом карбонатном делювии, и южный склон останца высокой аккумулятивной террасы).

*Poa alpina* L. Пос. Лаврентия, 1 VII, 2n=33, 34; Путукунейвеем, 28 VII, 2n=33.

*Scirpus maximowiczii* C. B. Clarke. Поутен, 25 VII; Лорэн, 16 VIII. Местонахождение у бухты Поутен — самое восточное из всех известных (берег Берингова пролива!).

*Eleocharis kamtschatica* (C. A. Mey.) Kom. (*E. uniglumis* s. l.).[1] Гильмимливеем: сырая мшистая луговина по берегу протоки с горячей водой, 8 VII, цв. Прежние местонахождения вида на Чукотке — Чаплинские и Сенявинские ключи (здесь повторно собран нами 26 VIII). Собранные 2 серии образцов значительно отличаются по характеру корневища и оснований побегов; однако отсутствие зрелых плодов затрудняет точное определение.

*Carex micropoda* C. A. Mey. Гильмимливеем: подножье южного склона «кратерной» долины, на месте снежника, вблизи термального источника, массово, 9 и 12 VII, цв. Первая находка этого океанического вида в срединной части Чукотского полуострова.

*C. hepburnii* Boott. Лорэн, Путукунейвеем, Янракыннот. Всюду — на сухих известняках.

*C. amblyorhyncha* V. Krecz. Пос. Лаврентия, Путукунейвеем, Янракыннот, Поутен.

*C. gynocrates* Wormsk. apud Drej. Пос. Лаврентия, Путукунейвеем, Итыгран, Янракыннот.

*C. ursina* Dew. Янракыннот, Итыгран.

*C. bicolor* Bell. ex All. Пос. Лаврентия: сырая ивнячковая тундра на песчаной морской косе, 1 и 2 VII, бут. и цв. Путукунейвеем: илистый берег старицы в излучине левого берега р. Чегитунь, 26 VII, незр. пл. Янракыннот: пойма р. Марич в 10 км от устья, замоховелые временные водотоки, массово, 24 VIII, зр. пл.

*C. cryptocarpa* C. A. Mey. Гильмимливеем: массовое растение сырых осочников вблизи горячих ключей (сборы 5 и 9 VII, цв. и бут.). Гетлянен: сырой песчаный берег левой протоки реки и, рядом, в сырой западине поймы, массово (сборы 14 и 16 VIII, пл.). Ранее было известно на Чукотском полуострове лишь из окрестностей Чаплинских, Сенявинских и Лоринских ключей. Растение побережий северной части Тихого океана и его окраинных морей (Охотского, Берингова).

---

[1] Сборы *Eleocharis* и *Carex* критически просмотрены Т. В. Егоровой, уточнившей ряд определений. Пользуемся случаем поблагодарить ее.

*C. norvegica* Gunn. Пос. Лаврентия, Путукунейвеем, Гетлянен, Янракыннот, Поутен, в сырых осоково-моховых и луговинных тундрах, довольно редко.

*C. gmelinii* Hook. et Arn. Пос. Лаврентия, Гильмимливеем, Янракыннот, Сенявинские ключи. Растение морских побережий. Образцы из окрестностей горячих источников р. Гильмимливеем, собранные в 30 км от берега моря, отличаются вверх торчащими генеративными побегами, некрупными колосками, слабой остистостью прицветных чешуй; у образцов с морской косы близ пос. Янракыннот, напротив, ости весьма длинные.

** *Juncus filiformis* L. Гильмимливеем: «кратерная» долина у истоков реки, сырой берег водоема с горячей водой, 9 и 12 VII, бут., 2n=80. Данное реликтовое местонахождение резко сокращает разрыв в распространении этого почти циркумполярного бореального вида между бассейнами Анадыря и Юкона.

*J. arcticus* Willd. s. l. Путукунейвеем: илистые берега Чегитуни и ее стариц, местами — фоновое. Янракыннот: песчано-илистые берега проток и днища временных водотоков р. Марич в 10 км от устья, местами — фоновое.

*J. nastanthus* V. Krecz. et Bobr. (*J. bufonius* L. s. l.). Гильмимливеем, 12 VII, 2n=52; Сенявинские ключи, 26 VIII. В непосредственном соседстве термальных источников. Указывается и для Чаплинских ключей. Ближайшие местонахождения в Азии — у зал. Корфа, в Америке — низовья Юкона (лесотундра). Аборигенный (не заносный) характер удаленного от побережий местонахождения у р. Гильмимливеем не вызывает сомнений.

*Luzula rufescens* Fisch. Гильмимливеем, Путукунейвеем, в ивняках и на луговинах, редко. Крайневосточные местонахождения юконо-сибирского вида на Чукотском полуострове; на п-ове Сьюард отсутствует.

* *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. ssp. *parviflora* (s. l.) Гетлянен, травяные пойменные ивняки, 16 VII, пл., первая достоверная находка вида на Чукотском полуострове. Имеются указания для окрестностей Чаплинских ключей (Толмачев, 1963 — как ssp. *melanocarpa*), однако хранящиеся (LE) под этим названием образцы из данного района, по-видимому, гибридного происхождения, с цветками скученными помногу и сильно расщепленными прицветниками, не могут быть отнесены к данному виду как и сборы Т. Г. Дервиз-Соколовой (1966) из района бухты Поутен (LE), представляющие собой форму *L. wahlenbergii* Rupr.

**** *Salix brachycarpa* Nutt. ssp. *niphoclada* (Rydb.) Argus (*S. niphoclada* Rydb.).[1] Путукунейвеем: образует низкие (40—60 см выс.) заросли в пойме Чегитуни и ее притоков (сборы 21, 23 VII). Согласно подсчетам П. Г. Жуковой, также Пакера и Джонсона (Johnson a. Packer, 1968), растение имеет диплоидное число хромосом 2n=38. Первая находка в Евразии американского гипоаркто-бореального (диплоидного) вида, близкого к циркумполярной (полиплоидной) *S. glauca* L.; ssp. *niphoclada* — его северо-западная раса, обычная на западе и северо-западе Аляски (исключая низовья Юкона). В местных природных условиях — кустарничек с тонкими побегами, некрупными листьями и сережками; прицветники зеленовато-белые до светло-коричневых; нектарников часто 2; коробочки довольно мелкие, завязи с коротким столбиком.

* *S. hastata* L. Путукунейвеем, Гетлянен, пойменные ивняки. В 1970 г. вид собран на западном берегу оз. Коолень и в среднем течении р. Утавеем.

*S. reptans* Rupr. Гильмимливеем: не редок в пойме этой реки (6, 8 и 12 VIII), 2n=38. Крайне восточное местонахождение североевразиатского тундрового вида.

*Alnus fruticosa* Rupr. Гетлянен: образует обширные кустарниковые заросли на хорошо защищенных от ветров со стороны моря восточных

---

[1] Сборы ив критически просмотрены А. К. Скворцовым, выражаем ему искреннюю признательность.

склонах правого борта долины, на делювии известняка и кислых пород; одиночные кусты поднимаются до 200 м и выше над урезом реки. В пойме образует примесь к зарослям ив. В дельтовой части р. Гетлянен крупные кусты ольховника селятся на высоких песчаных дюнах в верхней части их склонов. Низкие одиночные кусты (менее 1 м выс.) встречены в 2 км от берега лагуны при подножьи северного склона сопки, среди сфагнового кочкарника. Узкие темные полосы ольховника виднелись и на левобережье реки, у подножий восточного склона низких сопок. Еще более крупный массив ольховника имеется в среднем течении р. Гетлянен, где он хорошо защищен от восточных и юго-восточных (морских) ветров высокими сопками.

По сообщению Д. М. Кожаева (пос. Янракыннот), крупные кусты ольховника встречаются и в верхнем течении р. Марич; корни его используются населением как краситель.

*** *Chenopodium glaucum* L. var. *pusillum* Bunge. Гильмимливеем: на отепленных щебневато-мелкоземистых участках в местах с выделением подземных газов (сборы 5 и 11 VII, 2n=18). Карликовое растение, отчасти сходное с *Ch. salinum* Standl. var. *pulchrum* Aellen, описанной из района горячих ключей в низовье р. Тананы (единственное местонахождение на Аляске этого галофильного американского растения). Однако чукотские образцы еще более мелкие, с меньшим числом листьев, последние почти цельнокрайние, с черешком, равным пластинке или превышающим ее длину в 2—3 раза; стебель очень тонкий. Указанные особенности характерны и для растений горячих ключей Камчатки. Американский *Ch. salinum* по мнению многих авторов, всего лишь подвид *Ch. glaucum*; естественными местообитаниями обоих видов в приберингийских районах являются берега горячих сернистых источников.

*** *Atriplex gmelinii* C. A. Mey. ex Bong. (forma).[1] Янракыннот: низкий берег морской косы, обращенный к лагуне, края днищ пересохших водоемов, наполняющихся при нагонных ветрах (растет вместе с *Puccinellia tenella*), 25 VIII, пл. Растение северных побережий Тихого океана, берегов Охотского и Берингова морей. Ближайшие местонахождения: в Азии — берег зал. Корфа, в Америке — побережья зал. Нортона и зал. Коцебу (в их восточной части). Наши образцы своей низкорослостью, малым числом междоузлий, закругленными у верхушки листьями значительно уклоняются от других популяций.

**** *Polygonum alaskanum* (Small) Wight ssp. *alaskanum*. Гетлянен: правобережье реки в 9 км от устья, останец в средней части северного склона горы, сложенной магматической породой среднего состава, тенистые карнизы скал, пышные куртины, 18 VIII, цв. и незр. пл. (2n=20, определено Жуковой по фиксации Разживина). В этом же районе в тундрах и ивняках широко распространен родственный северо-восточноазиатский вид *P. tripterocarpum* Gray (2n=40). Распространение *P. alaskanum* в основном ограничено бассейном Юкона и низовьями р. Макензи; здесь встречается subsp. *hultenianum* Jurtz. с головатыми снизу листьями, опушенными лишь по жилкам и краю, головатыми или голыми стеблями и голыми цветоножками, обитает в долинах рек, еловых лесах (Hultén, 1968). Однако на берингийском побережье Аляски (сборы с зал. Коцебу старых коллекторов, LE!) встречается иная раса (ssp. *alaskanum*), с более низкими, обильно опушенными стеблями, более широкими листьями, густо опушенными по всей нижней поверхности, густо волосистыми цветоножками; изолированная популяция с р. Гетлянен идентична растениям берингийского побережья Аляски. По-видимому, это растение и имел в виду Смол (Small, 1895) при описании *P. alpinum alaskanum* Small, отмечая как основную форму с опушенными с обеих сторон листьями.

*Rumex krausii* Jurtz. et Petrovsky. Лорэн: сырые тундры на карбонатном делювии (сборы 14 VIII, пл.). Янракыннот: встречены 2 небольшие популяции в 1 и 7 км от берега пролива Сенявина, на очень пологом склоне

---

[1] Благодарим Ю. Д. Гусева за помощь в идентификации этого растения.

к устьевому лиману р. Марич, в сильно переувлажненных щебневато-суглинисто-пятнистых кальцефитных тундрах (сборы 22 VI, в плодах). Прежние местонахождения вида: мыс Краузе у вершины зал. Лаврентия (тип), мыс Томпсона на северо-западной Аляске. Реликтовый эндемик побережий Берингова пролива. Близкий вид, *R. beringensis* Jurtz. et Petrovsky, субэндемичный для Чукотского полуострова и, кроме того, известный из двух пунктов Западной и Юго-Западной Аляски, распространен сейчас гораздо шире (сборы 1972 г.: пос. Лаврентия, Гильмимливеем, Гетлянен, Янракыннот, Лорино, Лоринские ключи; приречные и приморские пески и галечники). Оба вида образуют эндемичный берингийский ряд, занимающий промежуточное положение между подродами *Acetosa* и *Acetosella*; впрочем, обособленность этих двух подродов друг относительно друга отрицается рядом авторов (Smith, 1968).

*Minuartia stricta* (Sw.) Hiern. Пос. Лаврентия, Гильмимливеем, Путукунейвеем, Гетлянен.

*Arenaria longipedunculata* Hult. Путукунейвеем: задернованные карбонатные галечники высокой поймы, прогалины среди ивняка (сборы 20, 27 VII, цв.). Гетлянен: правобережная терраса, склон оврага, на рыхлом карбонатном субстрате (сбор 12 VIII, пл.).

*Stellaria dicranoides* (Cham. et Schlecht.) Fenzl. Пос. Лаврентия, низовья р. Кукунь, Лорэн, Поутен, чаще на карбонатных породах. Лепестки отсутствуют, но имеется 10 чередующихся с тычинками полупрозрачных зеленоватых стебельчатых выростов (нектарников?).

*Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl. Гильмимливеем, Гетлянен, в ивняках.

**** *Aconitum delphinifolium* DC. ssp. *chamissonianum* (Rchb.) Hult. Гетлянен: у подножья останцовых скал, образованных сланцеватой горной породой, в узкой долинке горного ручья на правобережье реки, в 5 км от устья, 14 VIII, цв. и незр. пл.

*Anemone multiceps* (Greene) Standl. Путукунейвеем, Поутен, обычно.

*Ranunculus punctatus* Jurtz. Пос. Лаврентия: сырая кальцефитная тундра на шлейфе северного склона высокой морской террасы, 1 VII, цв., 2n=48. В 1970 г. то же растение было собрано на противоположном берегу залива (Юрцев и др., 1972).

* *R. reptans* L. Гетлянен: илистые днища окраин озер и мелких водоемов высокой поймы, массово. В 1969 г. был собран А. А. Коробковым и др. близ пос. Лаврентия на морской косе.

*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Van Bosche. Гетлянен, вместе с предыдущим. Ранее был известен из окрестностей пос. Лаврентия.

*Papaver walpolei* Pors. Путукунейвеем и известняковые горы восточнее горы Кычупей; Лорэн. На выходах известняков и мраморов.

*Barbarea orthoceras* Ledeb. Гильмимливеем: берег ручья вблизи горячих источников, 8 и 12 VII, цв., 2n=16. Сенявинские ключи: луговины с *Athyrium distentifolium*, 26 VIII.

* *Rorippa palustris* (L.) Bess. (forma). Гильмимливеем: сырые мшистые берега проток с горячей водой, карликовая форма (сборы 5, 6 VII, цв. и незр. пл.). Гетлянен: минеральное болотце у подножья останца высокой аккумулятивной террасы, в 7 км выше устья реки, массово, вместе с *Phippsia algida*, карликовая форма, 12 VIII, цв. и незр. пл. Расовый состав этого вида нуждается в монографическом изучении.

**** *Rorippa* sp. (cf. *R. obtusa* (Nutt.) Britt.) Гильмимливеем: истоки реки, «кратерная долина», подножье юго-восточного склона у края снежника, над водоемом с тепловатой водой, 9 и 12 VII, бут., 2n=32. *R. obtusa* — бореальный североамериканский вид с единственным местонахождением на Аляске (в ее юго-восточной части). Точная идентификация пока невозможна из-за отсутствия развитых цветков и плодов.

*Lesquerella arctica* (Wormsk.) S. Wats. Путукунейвеем, Гетлянен, Янракыннот, Лорэн.

*Draba palanderiana* Kjelm. Путукунейвеем: обычно.

* *D. nemorosa* L. Янракыннот: подножье западного склона известняковой скалы-останца в 5 км от берега пролива, карликовая форма, 22 VIII,

цв. и незр. пл. Производит впечатление естественного местообитания; в ряде поселков Восточной Чукотки (например, в Эгвекиноте) встречается как сорняк, достигает крупных размеров. Приводится Хультеном (Hultén, 1968) для верховий Юкона и Тананы как обитатель сухих склонов.

*Cardamine umbellata* Greene. Гильмимливеем: сырые илистые берега протоки вблизи термальных источников, сборы 6, 10 VII, цв., 2n=48. Второе местонахождение на Чукотском полуострове.

*C. victoris* N. Busch. Гетлянен, Итыгран, Янракыннот, Поутен, Лорэн, Лоринские ключи.

*Ermania parryoides* Cham. ex Botsch. Лорэн, Энурмино. Крайние северо-восточные местонахождения замечательного эндемика крайнего северо-востока Азии; ближайшие прежние местонахождения — Лоринские ключи, мыс Краузе. Таким образом, восточный предел распространения вида связан с гранитами хр. Тенианый, по северным отрогам которого он проник до гранитного Энурминского массива на северном побережье полуострова.

*Smelowskia porsildii* (Drury et Rollins) Jurtz. s. l. Путукунейвеем: обычное растение сухих зоогенных луговин на пригорках оголенных вершин и склонов известняковых гор, реже — на скалах-останцах (сборы 20, 22, 26 VII, цв. и незр. пл., 2n=24). Гетлянен: щебнистый южный склон горы, на делювии кислой горной породы, в небольшом числе особей, 9 VIII, пл. (несколько необычная форма, с более слабым опушением). Лорэн: 15 VIII, пл. Для юго-восточного побережья Чукотского полуострова Хультен (Hultén, l. c.) показывает на карте, на основании неизвестного нам источника, местонахождение *S. calycina* (Steph.) C. A. Mey. ssp. *integrifolia* (Seem.) Hult., к которой он относит и наш вид (как var. *porsildii* (Drury et Rollins) Hult.).

***** **Arabidopsis tschuktschorum** (Jurtz.) Jurtz. comb. nov. — *Arabis tschuktschorum* Jurtz., 1974. Бот. ж., 59, 10 : 1452. Путукунейвеем: зоогенная луговина на пригорке оголенной известняковой вершины горы на левом берегу р. Путукунейвеем в 2 км от устья, несколько плодущих особей и довольно много стерильных (в фазе розетки), 22 и 28 VII, пл. (2n=16, определено путем проращивания семян).

Своим обликом наше растение скорее напоминает многолетний вид *Arabis* L. (например, *A. arenicola* (Richards.) Gelert), чем представителя *Arabidopsis* Schur. Однако, ослизняющиеся семена со спиннокорешковым зародышем и округлые в поперечном сечении стручки говорят о тесном родстве его с *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch. и *A. mollis* (Hook.) O. E. Schulz из трибы *Sisymbriae* (а не *Arabideae*). Впрочем, последний род, несмотря на небольшое число относящихся к нему видов, возможно является сборным; названные дву- многолетние виды со стеблеобъемлющими листьями и 2n=16 весьма далеки от лектотипа рода *A. thaliana* (L.) Heinh. с 2n=10. Авторы флоры Сев. Америки относят *A. mollis* к *Halimolobus* Tausch. Разграничение этих родов нуждается в ревизии. *A. tschuktschorum* четко отличается от найденной близ устья Чегитуни *A. mollis* s. l. комплексом признаков.

**** *Torularia humilis* (C. A. Mey.) O. E. Schulz subsp. *arctica* Böcher (*Braya humilis* (C. A. Mey.) Robins. subsp. *arctica* (Böcher) Rollins). Путукунейвеем: изредка на сухих щебнистых известняковых южных склонах, оголенных или задернованных неполностью; редко — на карбонатных галечниках высокой поймы, в местах с нарушенной дерниной (сборы 20, 21, 23, 26, 27 VII). Subsp. *arctica* встречается на ЮЗ п-ова Сьюард (1 пункт), северном побережье Аляски и Юкона, СЗ центральной Канады, в континентальных районах о. Элсмира, на севере и востоке Гренландии. Близкая раса — subsp. *richardsonii* (Rydb.) — в континентальных северных районах Кордильер и в хр. Брукса; чегитуньские образцы имеют некоторое сходство с нею, в частности довольно густым опушением листьев (плотность опушения варьирует).

* *Rubus stellatus* Sm. Сенявинские ключи: луговина близ термального источника, 26 VIII, отцв. Вполне типичные образцы были собраны также ранее В. А. Гаврилюком близ горячих ключей.

**** *R. stellatus* Sm.×*R. arcticus* L. Гильмимливеем: массово на лугах, луговинах и в ивняках вблизи горячих источников, но вне зоны выделения подземных газов и вод (сборы 5 и 10 VII, цв., 2n=21). Значительная часть материала по «*R. arcticus*» из восточных районов Чукотского полуострова (LE) обнаруживает признаки сильного влияния гибридизации с *R. stellatus* и, очевидно, представляет продукт интрогрессии двух видов (сюда же относятся образцы из Наукана, приводимые Хультеном (Hultén, l. c.) как *R. stellatus*). Та же картина интрогрессии рисуется Янгом (Young, 1971) для единственной популяции *R. arcticus* s. l. с о. Св. Лаврентия.

**** *Potentilla rubricaulis* Lehm. s. l. Путукунейвеем: карниз известняковой скалы, 20 VII.

Растение арктической Канады и более северных побережий Гренландии, не переходящее в Америке на левобережье р. Макензи (Hultén, 1968). Перистый тип листа (с 2 сближенными парами боковых листочков) прослеживается не у всех листьев особи, остальные листья тройчатые. Листочки широко обратноланцетные, с длинными острыми зубчиками, снизу с рыхлым войлочком между жилками. Лепестки крупные, обратносердцевидные. В августе 1972 г. тот же вид собран Ю. П. Кожевниковым на левобережье Амгуэмы (р. Мараваам). Весь полиморфный комплекс *P. rubricaulis* s. l. нуждается в специальном изучении.

*Astragalus oroboides* Hornem. Гетлянен: левобережный участок поймы, сухие луговины, редко, 14 и 16 VIII, пл. Янракыннот: сухие луговины берегового вала, редко, 25 VIII, пл.

*A. frigidus* (L.) Bunge. Гетлянен: пойменные ивняки, не редко (сборы 12 VIII).

*Oxytropis semiglobosa* Jurtz. Путукунейвеем: сухие осочково-дриадовые кальцефитные тундры южных склонов горного левого берега реки в 2 и 3 км от устья (сборы 28 и 30 VII, 1 VIII, цв. и незр. пл., 2n=16). Район устья р. Кукунь: осочково-дриадовая кальцефитная тундра, южный склон, 17 VII, цв., 2n=16. Лорэн, 15 VIII, пл. Итыгран: сухой известняковый склон высокой эрозионной террасы у юго-восточного берега, 6 VIII, цв. и незр. пл. Янракыннот: щебнистая кальцефитная тундра на гористом правобережье р. Марич в 10 км от устья, 24 VIII, пл. Прежнее местонахождение на востоке полуострова: бухта Пенкигней.

*Hedysarum mackenzii* Richards. Путукунейвеем, район устья р. Кукунь, Лорэн, Янракыннот. Подсчет числа хромосом, выполненный П. Г. Жуковой, показал, что в бассейне р. Чегитунь (как и соседней р. Утавеем) встречается диплоидная форма (2n=16), в районе устья Кукунь — очевидно, аутотетраплоид с 2n=32; макроморфологических отличий тетраплоидной формы от диплоидной обнаружить не удалось.

*Callitriche verna* L. Гильмимливеем: в двух мелких водоемах с проточной водой (сборы 7 VII, 2n=20). Гетлянен: мелкие пересыхающие водоемы высокой поймы (сборы 14 и 16 VII, пл.). Сенявинские ключи: лужицы вблизи горячих источников (26 VII, пл.). Приводится для Чаплинских ключей (Тихомиров и Гаврилюк, 1966). Ближайшие местонахождения в Америке — на западе п-ова Сьюард, в Азии — вне пределов Чукотки.

* *Cnidium cnidiifolium* (Turcz.) Schischk. Путукунейвеем: обычно на известняковых останцах, сухих щебнистых склонах. Основная область распространения этого восточносибирского вида на востоке простирается до бассейна р. Амгуемы; по данным Хультена, он обычен и на Аляске (вплоть до берингийского и полярного побережий). Чегитуньская «колония» расположена в самом центре области дизъюнкции.

*Podistera macounii* (Coult. et Rose) Math. et Const. Пос. Лаврентия, Поутен, Лорино, г. Коле у вершины Мечигменской губы, Гетлянен, Янракыннот. Все чукотские местонахождения этого горного растения югозападной Аляски приурочены к самому побережью Берингова пролива;

наиболее характерно для сухих щебнистых тундр на выходах кислых пород; реже встречается на склонах высокой морской террасы и приморских сухих галечниках.

*Pyrola minor* L. Гильмимливеем, Итыгран, Гетлянен. В первом пункте встречается форма с темно-розовым венчиком (луговины у горячих ключей), в последнем — с белым (травяные ивняки поймы и склонов).

** *Vaccinium uliginosum* L. subsp. *uliginosum*. Гетлянен: в поясе кустарников, часто (subsp. *microphyllum* более обычна).

**Primula beringensis** (Pors.) Jurtz. stat. nov. — *P. tschuktschorum* Kjellm. var. *beringensis* Pors. 1965, Canad. Field-Naturalist, 792 : 87, fig. 2. — *P. tschuktschorum* Kjellm. subsp. *beringensis* (Pors.) Jurtz. et J. Kozhevn. 1972, Бот. ж., 57,7 : 773. Поутен: берег ручья, разнотравно-кустарничковая тундра, 23 VII, цв. Цветки одиночные, крупные, поникающие. Эта находка несколько расширяет в целом весьма узкую область распространения данного вида на востоке полуострова (Пинакуль, Нунямо, Коолень, Инчоун: описана с о. Св. Лаврентия); постоянство его морфологических отличий от всех форм и рас *P. tschuktschorum* заставляет повысить ранг данного таксона.

*P. egaliksensis* Wormsk. Пос. Лаврентия (15 VII, 2n=40). Путукунейвеем, Янракыннот. Карбонатные поймы. На ЮВ полуострова ранее была известна с зал. Пенкигней.

*Trientalis europaea* L. Гильмимливеем: массовое растение лугов, луговин и ивняков в окрестностях горячих источников (сборы 5, 11 VII, цв., 2n=св. 70). Гетлянен: встречено несколько крупных клонов в пойменных травяных ивняках (сборы 14 и 16 VIII, цв. и незр. пл.).

*Gentiana prostrata* Haenke. Путукунейвеем, Поутен, Гетлянен, Итыгран, Янракыннот.

** *Lomatogonium rotatum* (L.) E. Fries. Гетлянен: сыроватый песчаный берег левой протоки реки в 5 км от устья (в зоне слабого воздействия высоких приливов), луговины, в местах с разреженным травостоем, 14 и 16 VIII, цв. (венчик лиловато-голубой; растения очень мелкие). На севере Восточной Сибири вид ранее был известен лишь из внутренних континентальных таежных районов Якутии; в Северной Америке встречается в континентальных районах Кордильер и Великой равнины, но также на северных морских побережьях (в таких же условиях — в Исландии и на севере Восточной Европы); кроме того, встречается на западе плато Путораны, в северной Камчатке и во внутренних горных районах Азии. Чукотское местонахождение наиболее близко к таковым на побережьях п-ова Сьюард.

*Phlox sibirica* L. Путукунейвеем (20 VII, цв., 2n=14). Гетлянен, Итыгран, Янракыннот. Выясняется довольно широкое распространение вида на известняках не только в восточной, но и в юго-восточной части Чукотского полуострова. Прежняя находка на западном берегу оз. Иони (делювий габброидов; сборы 1969 г.) является связующей между группами местонахождений на восточном и юго-восточном карбонатных массивах.

* *Boschnjakia rossica* (Cham. et Schlecht.) Fedtsch. Гетлянен: в верхней части пояса ольховника, только на карбонатном (и смешанном) делювии, часто, 10 VIII, цв. Ближайшие местонахождения: в Азии — оз. Экитыки в западной части бассейна р. Амгуэмы, в Америке — юго-западное побережье п-ова Сьюард; обычен в бассейне Юкона. Паразит на корнях ольховника. Очень возможно, что в последний раз на крайний восток Чукотского полуострова ольховник и его паразитный спутник проникли из гипотетического рефугиума в палеодолине Юкона (Юрцев и др., 1972).

** *Utricularia intermedia* Hayne. Гетлянен: болотца временных водотоков высокой левобережной поймы в 5 км от устья, обильно, 14, 15 и 16 VIII, цв. Венчики ярко-желтые, крупные 1.3—1.9 см, шпорец 0.6 см дл., прямой. Цветоносы 0.4 мм диам., с 2—4 цветками. Ближайшие местонахождения в Америке в среднем течении р. Юкона, в Азии — в бассейне Анадыря.

* *Utricularia minor* L. Сенявинские ключи: образует сплошной наземный покров под травостоем *Eleocharis camtschatica* на сырых участках у мест выхода горячих подземных вод, 26 VIII, стер.; отсюда же приводится Б. А. Тихомировым и В. А. Гаврилюком (1966). *U. vulgaris* L. (?) Приводится также для западной части бассейна Амгуэмы и истоков Канчалана (Кожевников, 1973а, 1973в), а на Аляске появляется лишь в среднем течении Юкона.

*Plantago asiatica* L. Гильмимливеем: обычное растение отепленных участков с разреженной растительностью (сборы 5, 6 VII, бут., цв., незр. пл.; 2n=14). Сенявинские ключи: у горячих источников. Массовое произрастание вида у р. Гильмимливеем (в ненаселенной местности, вдали от побережья) — аргумент против отнесения его к числу заносных растений. Популяция р. Гильмимливеем выделяется обильным (хорошо заметным на глаз) опушением листьев и цветоносов. Число семян — 6—8 в коробочке.

*Galium brandegei* Gray (*G. trifidum* L. s. l.) Гильмимливеем: сырые луговины вблизи термальных источников, часто (сборы 5, 6 и 7 VII, цв., 2n=24). Гетлянен: сырые берега временных водотоков левобережной поймы реки в 5 км от устья, 14 и 16 VIII, цв. и незр. пл. Ранее был известен из окрестностей Чаплинских и Сенявинских ключей (собран нами 26 VIII, незр. пл.). Ближайшие местонахождения этого американского гипоарктического вида — на юго-западе п-ова Сьюард (*G. trifidum* s. str. — в низовьях р. Юкон, в Азии — в бассейне Алдана). Мелкое растение с обратнояйцевидными до широко-обратноланцетных листьями; шипики на стебле и цветоножках, а также по краю листьев кратчайшие, рассеянные или редкие.

***** *Campanula tschuktschorum* Jurtz. et Fed., 1974. Бот. ж., 59, 10 : 1452. Гетлянен: щебнистый юго-западный склон, на делювии кислого состава, 9 VIII, пл. Янракыннот: щебнистые пригорки, на сланцеватых горных породах, 22 VIII, пл. Прежние местонахождения: оз. Иони (часто; *C. uniflora* здесь не найдена), низовья р. Ватамкайваам (встречена 2 раза; в этом районе обычна *C. uniflora*; в районе р. Гетлянен и пос. Янракыннот *C. uniflora* также очень обычна, но приурочена к выходам карбонатных пород).

Новый вид колокольчика; эндемичен для центральной и юго-восточной частей Чукотского полуострова; близко родствен широко распространенному полиморфному арктоальпийскому виду *C. uniflora* L., от которого четко отличается густым, несколько курчавым опушением цветоноса (на всем его протяжении), всех листьев, наружной стороны чашечки и даже венчика (у *C. uniflora* опушены только чашечка и верхняя часть стебля, реже все растение голое). Лепестки нового вида бледно-лиловые, что редко можно наблюдать у *C. uniflora*, имеющего обычно синий венчик. *C. tschuktschorum* является четко обособленным видом даже на фоне повышенного полиморфизма восточночукотских популяций *C. uniflora*, включающих нередко растения весьма контрастные по степени опушенности, общим размерам и окраске венчика. *C. uniflora* наиболее повсеместна на выходах карбонатных пород, но иногда не редка и на кислых (бухта Провидения и др.); *C. tschuktschorum*, наоборот, не поселяется на выходах известняка.

*Erigeron alaskanus* Cronq. Путукунейвеем (20 VII, цв., 2n=18), район устья р. Кукунь, Лорэн. Сухие карбонатные южные склоны.

*Antennaria compacta* Malte. Путукунейвеем (21 VII, цв., 2n=60), Гетлянен, Янракыннот. Наиболее обычно и массово растение встречается в окрестностях пос. Янракыннот на сухих луговинах, приуроченных к выходам известковистых сланцев среди равнины. Растение не является строгим кальцефитом («калькареофитом»).

** *Gnaphalium uliginosum* L. s. l. (forma). Гильмимливеем: по берегам термальных источников; крохотные растения высотой всего 1 — несколько сантиметров (сборы 5, 7 VII, бут. и цв., 2n=14).

Наше растение отличается от всего имеющегося материала по *G. uliginosum* s. l. не только очень малыми размерами взрослых растений, несущих 1—2 мелкие корзинки, но и очень тонким не ветвящимся стеблем и др. Ближайшие местонахождения *G. uliginosum* L. в Азии — на Камчатке и Охотском побережье, в Северной Америке (где считается заносным; Hultèn, 1968) — в низовьях Юкона.

*Artemisia senjavinensis* Bess. Итыгран: сухие щебнистые тундры на выходах известняков, обычно; переходит на низкую аккумулятивную морскую карбонатную террасу; в данном районе вид наиболее активен. Гетлянен: сухие щебнистые тундры на известняках. Янракыннот: обычен на известняковых холмах. Прежние местонахождения: бухта Пенкигней, Аракамчечен (тип вида!), район Чаплинских ключей. Таким образом, вид повсеместно встречается на выходах известняков в юго-восточной части полуострова, но отсутствует даже на самых южных карбонатных выходах на востоке полуострова; барьером является Мечигменская губа и выходы кислых горных пород на ее побережьях.[1]

*Arnica angustifolia* M. Vahl s. l. Путукунейвеем: обычное растение известняковых скал, сухих луговин, щебнистых южных склонов (22 VII, цв., 2n=56).

* *Senecio subfrigidus* Kom. Итыгран: массово произрастает на обширных шлейфах южного склона андезитовой горы; приурочена к торфянистым гривам с морошкой и сфагнами (сборы 6 и 7 VIII, цв., 2n=48). Гетлянен: высокая надпойменная терраса правого берега, среди низкого ивняка *Salix pulchra*, редко, 13 VIII, цв. Растение берингийского побережья Азии; от очень близкого *S. atripurpureus* отличается коротким опушением обертки, более мелкими корзинками в числе нескольких, иной формы, и т. д.; встречается и в бассейне Анадыря.

*S. hyperborealis* Greenm. Путукунейвеем: обычное растение сухих щебнистых известняковых склонов (сборы 21, 25, 30 VII, цв. и незр. пл.), близкий вид *S. resedifolius* селится обычно в местах накопления снега зимой, как правило, лучше увлажненных (нижние трети склонов, нивально-луговинные тундры, задернованные галечники высокой поймы). Помимо ясно заметного на глаз густого короткого опушения семянок *S. hyperborealis* отличается от *S. resedifolius*, имеющего голые семянки, более крупными размерами растения, глубоко лопастными, удлиненно-лировидными листьями, зеленоокрашенными листочками обертки с пурпуровыми кончиками (а не темно-пурпуровыми), темно-желтыми (без оранжево-красного оттенка) венчиками, так что оба вида, после некоторой тренировки, хорошо различаются по внешнему облику. Все известные местонахождения вида на Чукотском полуострове приурочены к известнякам северного побережья (бассейны Чегитуни и Утавеема).

*Taraxacum hyparcticum* Dahlst. Путукунейвеем: не редко; венчик желтовато-белый. Близкий вид *T. phymatocarpum* J. Vahl с лимонно-желтым венчиком здесь не встречен.

---

Значение новых находок можно сформулировать в виде следующих основных положений.

1. Очаг наивысшего богатства конкретных флор выявлен в юго-восточной части Чукотского полуострова, на побережьях двух глубоких заливов Пенкигней и Гетлянен и пролива Сенявина, где чередуются равнинные и горные участки, выходы кислых и карбонатных пород, и где имеется немало как термофильных, так и криофильных реликтов. Соседние конкретные флоры насчитывают в своем составе: Гетлянен, свыше 350 видов, Пенкигней — свыше 340, Янракыннот свыше 330 (по данным четырех экскурсий).

---

[1] По данным А. А. Коробкова (личное сообщение), этот вид достаточно четко отличается от ближайшего-родственного ему американского вида *A. androsacea*, Seem. с п-ова Сьюард.

2. На крайнем востоке Чукотского полуострова обнаружено 7 видов и рас, ранее считавшихся эндемичными для Северной Америки; это существенно увеличивает удельный вес «американского элемента во флоре Чукотки» (Кожевников, 1973б).

Показательно, что только 2 таксона из 7 наиболее характерны для районов с континентальным или умеренно континентальным климатом, это *Potentilla rubricaulis* и *Torularia humilis* subsp. *arctica*; к ним примыкает *Arabidopsis tschuktschorum*, близкий к *A. mollis*; их миграции очевидно были приурочены к фазам широкого осушения шельфа в Берингийском секторе. Остальные виды — бореальные или гипоарктические, в значительной степени характерные для районов с мягким, как правило, морским климатом; проникновение их на Чукотку скорее всего могло произойти в фазу существования узкого Берингийского перешейка; *Aconitum delphinifolium* subsp. *chamissonianum* в позднем плейстоцене мог обитать на южном побережье Берингийского моста суши, попав на Чукотский полуостров с юго-востока, при этом также в фазу истоньчения перешейка.

К числу преимущественно американских видов, не рассматриваемых в цитированной и других работах Ю. П. Кожевникова, относятся также континентальный вид *Arabidopsis mollis* (Hook.) O. E. Schulz, арктический — *Taraxacum hyparcticum* Dahlst., бореальные виды — *Galium brandegei* Gray, *Agrostis scabra* Willd. Кроме того, анализ современного распространения в Берингийском и соседнем секторах целого ряда таксонов с обширными ареалами, включая почти циркумполярные, показывает, что восточночукотские популяции этих бореальных или гипоарктических растений мягкого климата являются, по-видимому, продуктом недавней (конец плейстоцена—начало голоцена) экспансии американских популяций этих видов, либо (в ряде случаев) популяций южного побережья Берингийского моста суши (Юрцев и др., 1972; Юрцев, 1973а). В Америке их ближайшие местонахождения мы видим на п-ове Сьюард, в Азии — в 1—3 тыс. км к юго-западу. Это говорит о предшествовавшем вымирании их на огромном пространстве, очевидно, в холодно-аридную фазу позднего плейстоцена. Эти виды (из вновь найденных на Чукотском полуострове — *Equisetum sylvaticum*, *Botrychium lanceolatum*, *Boschnjakia rossica*, *Potamogeton pectinatus* и др.) в последний раз могли проникнуть на Чукотку вместе с «несомненными американцами» — *Polygonum alaskanum*, *Primula egaliksensis*, *Arenaria longipedunculata*, *Salix brachycarpa*, *Galium brandegei*, *Agrostis scabra* и т. д. Показательно, что на Чукотский полуостров проникла не континентальная (юконская) раса *Polygonum alaskanum* ssp. *hulteniana*, а приморская (ssp. *alaskanum*).

Если для преимущественно азиатских (сибирских, восточносибирских и т. д.) видов, проникших в Америку, характерно более или менее широкое распространение на северо-западе Северной Америки (вплоть до среднего и верхнего течения Юкона, или до левобережья Макензи, либо же еще восточнее), иногда с дизъюнкцией в приберингийских районах, то среди «преимущественно-американских видов» флоры Северо-Восточной Азии преобладают случаи ограниченного проникновения на соседний континент. Свыше 2/3 представителей американского элемента во флоре Чукотки не проникают или незначительно проникают к западу от бассейна р. Амгуэмы, а свыше 1/2 встречаются лишь в восточной или крайне восточной части Чукотского полуострова. В их числе очень много растений океанического склада, преимущественно бореальных и гипоарктических, активные миграции которых в Берингийском секторе, очевидно, были приурочены к фазам узкого перешейка, либо узкого Берингова пролива.[1] В это же время усиливалась дифференциация климата и ландшафтной оболочки в долготном (западно-восточном) направлении (Юрцев, 1973а), что не позволяло многим иммигрантам из Америки проникнуть

---

[1] Впрочем, распространению ряда облигатно-кальцефильных растений (в том числе континентальных) на запад препятствует отсутствие в центральной и западной частях полуострова сколько-нибудь значительных выходов карбонатных пород.

далеко на запад. Те же ландшафтно-климатические барьеры на протяжении плейстоцена могли действовать неоднократно; американские океанические виды, проникшие на Чукотский полуостров в более древние фазы узкого перешейка (например, в начале «каргинского» интерстадиала, «казанцевского» межледниковья, предрисского межледниковья), могли не пережить здесь последующих периодов похолодания и иссушения климата.

3. Флористические исследования в районах Гильмимливеем, Гетлянен (отчасти Путукунейвеем и Сенявинские ключи) выявили значительное число новых местонахождений относительно термофильных бореальных и гипоарктических видов и расширили список таких растений флоры Чукотки. Межгорная котловина р. Гетлянен и окрестности горячих ключей в центре полуострова (Гильмимливеем) оказались наиболее мощными очагами концентрации теплолюбивых реликтовых растений. Для многих из них наиболее вероятно проникновение на полуостров со стороны гипотетического рефугиума ели и ольховника, существовавшего в висконсинское время в низовьях палео-Юкона и палео-Кускоквима (Hopkins, 1972; Колинво, 1973), например для *Equisetum sylvaticum*, *Polygonum alaskanum*, *Alnus fruticosa*, вместе с *Boschnjakia rossica* и др.; другие могли пережить висконсинский век на южном побережье Берингии и проникнуть на север вместе с отступавшей в ходе предголоценовой трансгрессии береговой линией (*Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Ruppia spiralis*, *Rubus stellatus*, *Atriplex gmelinii*, *Cardamine umbellata* и многие другие); эти виды, в отличие от предыдущих, обычны на Алеутах, иногда и на о-вах Прибылова.

Третья группа относительно теплолюбивых растений могла прибыть в восточную часть Чукотского полуострова из более отдаленных азиатских рефугиумов уже после расширения пролива (в начале голоцена) — *Carex norvegica*, *Astragalus oroboides*, *A. frigidus*, *Ranunculus monophyllus*, *Plantago asiatica*, *Mentha sachalinensis*, возможно, *Luzula rufescens*, *Athyrium distentifolium*, *Gentiana auriculata* и др.

Наконец, с общеземным потеплением в среднем голоцене, совпавшим с кульминацией голоценовой трансгрессии, могло быть связано более широкое расселение на побережьях Чукотки некоторых относительно теплолюбивых приморских растений, а также характерных растений дельт и пойм. Назовем *Atriplex gmelinii*, *Triglochin palustris*, *Ranunculus reptans*, *Batrachium trichophyllum*, *Callitriche anceps* s. l., *Potamogeton filiformis* и др. Возможно, тогда же приморская чина *Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed. проникла из района Колючинской губы через ныне весьма суровый участок побережья против о. Врангеля до Чаунской губы, где также найдены *Batrachium trichophyllum*, *Ranunculus reptans*, *Callitriche anceps* s. l., *Suaeda* sp. и др. *Batrachium trichophyllum* найден на о. Врангеля (Петровский, 1973). Однако данные по берингийскому побережью Аляски (Hopkins, 1972, и др.) говоря то том, что климат побережий пролива в среднем голоцене оставался прохладным, типично морским, и это препятствовало широкому распространению кустарников и лесных элементов.

4. Открытие колонии бореальных, гипоарктических и других растений, преимущественно океанического склада, в центре полуострова (Гильмимливеем) выдвигает ряд интересных ботанико-географических вопросов: а) в свете новых находок стало очевидным, что экспансия океанических элементов, преимущественно термофильных, не ограничивалась крайним востоком полуострова, но захватывала по крайней мере часть его центрального сектора; б) находка в удаленной от побережий, не населенной части полуострова таких «сорных» видов, как *Juncus nastanthus*, *Chenopodium glaucum* s. l., *Puccinellia hauptiana*, *Barbarea orthoceras*, *Plantago asiatica*, *Rorippa palustris*, *Gnaphalium uliginosum* s. l., заставляет усомниться в правильности отнесения их к адвентивному элементу флоры полуострова; из перечисленных видов *Chenopodium glaucum* s. l. и *Pucçinellia hauptiana*, очевидно, расселялись в фазу широкого осушения шельфа (как, возможно, и *Draba nemorosa*), остальные — в более мягкие и теплые климатические фазы; в) термальные источники Гильмимливеем сами могли

являться рефугиумами некоторых термофильных реликтов, по крайней мере начиная с эпохи теплой бореальной (пелукской — валькатленской) трансгрессии, получая приток термофильных растений также в период «каргинского интерстадиала», в конце плейстоцена — раннем голоцене и отчасти, быть может, в среднем голоцене. Следует изучить и возможную роль птиц в распространении диаспор некоторых найденных здесь термофильных видов, особенно водных; однако в период их плодоношения миграции птиц направлены в основном с севера на юг, а не наоборот; интересны также находки в окрестностях ключей многих приморских, в том числе галофильных, растений.

## ЛИТЕРАТУРА

Д е р в и з - С о к о л о в а Т. Г. (1966). Флора крайнего востока Чукотского полуострова. В сб.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — К о ж е в н и к о в Ю. П. (1973а). Новые флористические находки на западе Чукотского полуострова. Бот. ж., 58, 2. — К о ж е в н и к о в Ю. П. (1973б). Американский элемент во флоре Чукотки. В сб.: Берингийская суша и ее значение . . . — К о ж е в н и к о в Ю. П. (1973в). Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова. Бот. ж., 58, 7. — К о л и н в о П. (1973). Растительность Берингийского моста суши и проблема рефугиумов; данные пыльцевого анализа осадков Берингова и Чукотского морей. В сб.: Берингийская суша и ее значение . . . — П е т р о в с к и й В. В. (1973). Список сосудистых растений о. Врангеля. Бот. ж., 58, 1.— Т и х о м и р о в Б. А., и В. А. Г а в р и л ю к. (1966). К флоре Беринговского побережья Чукотского полуострова. В сб.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Т о л м а ч е в А. И. (1960). Арктическая флора СССР, 1. — Т о л м а ч е в А. И. (1963). Арктическая флора СССР, IV. — Ю р ц е в Б. А. (1973а). Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии (в ботанико-географическом освещении). В сб.: Берингийская суша и ее значение. . . — Ю р ц е в Б. А. (1973б). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Ю р ц е в Б. А., Ю. П. К о ж е в н и к о в, А. А. Н е ч а е в. (1972). Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. Бот. ж., 57, 7. — Ю р ц е в Б. А., Н. А. С е к р е т а р е в а, А. К. С ы т и н. (1973). Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. II. Бот. ж., 58, 12. — B ö c h e r T. W., K. H o l m e n, K. J a k o b s e n. (1968). The flora of Greenland. — H o p k i n s D. M. (1972). The paleogeography and climatic history of Beringia during late Cenozoic time Inter-Nord, 12. — H u l t è n E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. — J o h n s o n A. W. a. J. G. P a c k e r. (1968). Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. Bot. Notis., 121. — S m a l l I. K. (1895). A monograph of the North American species of the genus *Polygonum*. — S m i t h B. B. (1968). Cytogeography and cytotaxonomic relationships of *Rumex paucifolius*. Amer. J. Bot., 55, 6. — Y o u n g S. B. (1971). The vascular flora of St. Lawrence Island with special reference to floristic zonation in the arctic regions. Contrib. Gray Herb. Harv. Univ., 201.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова,
Академии инаук СССР
г. Ленинград.

Получено 2 VIII 1973.

---

УДК 576.16 : 633.58 (571.61)

**В. С. Чекань**

# ОСОКИ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

V. S. CHEKANJ. *CAREX* SPECIES OF THE LOWER AMUR

В статье приводятся данные по видовому составу рода *Carex* L. Нижнего Приамурья, полученные при изучении достоверного гербарного материала и полевых исследований автора в течение 4 лет. На исследуемой территории род *Carex* представлен 85 видами. Для каждого из них приводятся краткие сведения об экологии, местонахождении, встречаемости, а для некоторых осок — границы распространения. Новыми для Нижнего Приамурья являются: *C. enervis* C. A. Mey., *C. nemurensis* Franch., *C. brunnescens* (Pers.) Poir., *C. dispalata* Boott ex A. Gray, *C. microtricha* Franch., *C. leporina* L., *C. cinerascens* Kük.

Род *Carex* L., по нашим данным, представлен в Нижнем Приамурье 85 видами. Многие из них играют большую фитоценотическую роль в тра-

вяном покрове и, обладая хорошими кормовыми качествами, представляют интерес для практики. До настоящего времени осоки Нижнего Приамурья, как показало наше исследование, были изучены довольно слабо.

Изученная нами территория включает часть бассейна Амура от устья Уссури до Амурского лимана. Публикуемый ниже конспект видов рода *Carex*, произрастающих на данной территории, составлен нами на основе собственных сборов и изучения коллекций, хранящихся в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград), в Главном ботаническом саду АН СССР (Москва), Всесоюзном научно-исследовательском институте лекарственных растений (Москва), Биолого-почвенном институте Дальневосточного (ДВ) центра СО АН СССР (Владивосток), Государственном педагогическом институте (Хабаровск), Комплексном научно-исследовательском институте ДВ центра СО АН СССР (Хабаровск).

Конспект содержит новые данные как для флоры бассейна Нижнего Амура, так и для юга Дальнего Востока, в частности для Уссурийского, Удского и Зее-Буреинского флористических районов, принятых во «Флоре СССР».

В. И. Кречетовичем (1935) во «Флоре СССР» для Нижнего Приамурья приведено 86 видов осок. Наличие 74 видов из них подтверждается нашими данными. Остальные виды не выявлены ни нашими сборами, ни материалами, находящимися в перечисленных выше учреждениях.

В 1966 г. В. Н. Ворошилов опубликовал «Флору Советского Дальнего Востока», где для Нижнего Приамурья указывается 88 видов осок. Из 10 видов, впервые приведенных Ворошиловым для исследованной нами территории, нахождение 5 видов (*C. laevissima*, *C. nanella*, *C. rariflora*, *C. rostrata*, *C. sordida*) подтверждается нашими данными. Произрастание же остальных 5 видов (*C. capillaris* L., *C. chosenica* Ohwi, *C. gotoi* Ohwi, *C. ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev., *C. williamsii* Britt.) пока нельзя считать доказанным из-за отсутствия гербарного материала по ним.

Ряд видов — *C. pallida*, *C. drymophila*, *C. raddei*, *C. leucochlora*, *C. dispalata*, *C. angarae* — Ворошилов не указал для Нижн. Приамурья, хотя они там встречаются и уже были приведены во «Флоре СССР».

Таким образом из флоры исследуемого района следует исключить следующие виды осок: *C. bonanzensis* Britt., *C. capricornis* Meinsh. ex Maxim., *C. jankowskii* Gorodk., *C. capitata* L., *C. ulobasis* V. Krecz., *C. latisquamea* Kom., *C. lithophila* Turcz., *C. nervata* Franch. ex Sav., *C. perfusca* V. Krecz., *C. utriculata* Boott, *C. hypochlora* Freyn, ошибочно приведенные Кречетовичем, и *C. capillaris*, *C. chosenica*, *C. gotoi*, *C. williamsii*, *C. ledebouriana*, ошибочно приведенные Ворошиловым. 7 видов осок не указываются ни Кречетовичем, ни Ворошиловым для исследуемой нами территории, так как они были впервые обнаружены нами и другими коллекторами (В. Б. Сочава, В. Н. Ворошилов, В. С. Шага, С. Д. Шлотгауэр) после выхода в свет 3-го тома «Флоры СССР» и «Флоры Советского Дальнего Востока». Эти виды следующие: *C. enervis* C. A. Mey., *C. cinerascens* Kük., *C. leporina* L., *C. nemurensis* Franch., *C. brunnescens* (Pers.) Poir., *C. microtricha* Franch. и *C. saxatilis* L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela.

Приводим конспект 85 видов *Carex* Нижнего Приамурья; виды перечисляются в алфавитном порядке, даются краткие данные об экологии, местонахождении и встречаемости видов. Для некоторых осок приводятся границы их распространения на территории СССР. Нахождение на указанной выше территории каждого из 85 видов *Carex*, указанных в конспекте, подтверждается гербарными материалами.

Фамилии коллекторов, приведенных в статье, даются со следующими сокращениями: М. Н. Аврамчик (Авр.), А. А. Бабурин (Баб.), Белоусов (Бел.), Вершинина (Верш.), В. Н. Ворошилов (Ворош.), З. И. Гапека (Гап.), П. П. Глен (Гл.), П. Г. Горовой (Гор.), А. Н. Гудзенко (Гудз.), Дербек (Дерб.), Н. А. Десулави (Дес.), В. Ефимова (Ефим.), Е. Калиниченко (Калин.), Т. А. Комарова (Ком.), С. И. Коржинский (Корж.), И. М. Крашенинников (Краш.), О. И. Кузенева (Кузен.), В. Кузнецов

(В. Кузн.), И. В. Кузнецов (И. Кузн.), А. Куштысева (Кушт.), Р. К. Маак (Маак), Т. Мадзигон (Мадз.), К. И. Максимович (Макс.), А. Б. Мельникова (Мельн.), О. Неймарк (Нейм.), А. А. Нечаев (А. А. Неч.), А. П. Нечаев (А. П. Неч.), В. А. Нечаев (В. Неч.), А. К. Пехтерев (Пехт.), М. Полевой (Пол.), Н. М. Пржевальский (Пржев.), Н. И. Прохоров (Прох.), В. А. Розенберг (Роз.), В. М. Савич (В. Сав.), Н. М. Савич (Н. Сав.), М. П. Савченко (Савч.), Т. И. Солохин (Сол.), В. Б. Сочава (Соч.), П. В. Сюзев (Сюз.), Татаринов (Тат.), Тимофеева (Тим.), Б. А. Федченко (Федч.), Н. П. Цингер (Цинг.), В. С. Чекань (Чек.), Чучумова (Чуч.), В. С. Шага (В. Шага), Н. И. Шага (Н. Шага), Н. Я. Шестунов (Шест.), Ф. Шмидт (Шм.), А. И. Шретер (Шрет.), Б. К. Шишкин (Шишк.), С. Д. Шлотгауэр (Шлотг.), Эттинген (Этт.).

В тексте приняты сокращения: басс. — бассейн, окр. — окрестности, с. — село, г. — город, ст. — станция, пос. — поселок, зал. — залив, оз. — озеро, о. — остров, р. — река, М. — малый, Бол. — большой, Нижн. — Нижний, хр. — хребет, повс. — повсеместно.

*Carex alticola* Popl. ex Sukatsch. Скальные и каменистые обнажения. Вершина горы в окр. с. Киселевка (В. Шага).

*C. amgunensis* Fr. Schmidt. В сухих, преимущественно смешанных лесах в северной части исследуемого района; берег Амура против мыса Чикрак (Гл.), басс. р. Мухень (Нейм.), окр. с. Богородское (Чек.).

*C. angarae* Steud. На севере Нижн. Приамурья по долинам горных рек, ключей, озер, по берегам; р. Кур (В. Кузн.), р. Ботоно (И. Кузн.), Силинка, оз. Амут (Чек.).

*C. appendiculata* (Trautv. et C. A. Mey.) Kük. На пойменных лугах и травяных болотах, часто образует чистые заросли. Повс.

*C. arnellii* Christ. По берегам и на островах в русле рек, по опушкам кедрово-широколиственных и лиственных лесов, в зарослях кустарников на рёлках, по склонам сопок, скалистых берегов, террас, изредка на лугах, обочинах лесных дорог, склонах железнодорожных насыпей. Повс.

*C. augustinowiczii* Meinsch. ex Korsh. На прирусловых валунах и гальке, в тени леса, на берегах лесных, преимущественно горных рек и ключей; с. Паддали (Макс.), окр. г. Николаевска (Шест.), р. Камора (Федч.), р. Ботоно (И. Кузн.), хр. Бол. Хехцир (Шрет.), хр. Шаман-Тиуль (Ком.), окр. с. Софийское, с. Верхнетамбовское, р. Хольджа, с. Пивань, р. Силинка, оз. Амут, ст. Высокогорная, с. Шелихово (Чек.). Повс.

*C. bohemica* Schreb. (=*C. cyperoides* Murr.). На пойменных лугах, илисто-песчаных отмелях, в зарослях прибрежных кустарников, пионерных травянистых группировках; сплошными зарослями растет на пойменных островах Амура. Выдерживает длительное затопление, произрастая на дне рыборазводных прудов после спуска воды; в Амурском лимане встречена в прибойной полосе на галечном субстрате. Повс.

*C. brunnescens* (Pers.) Poir. В устье Амура на моховых болотах, заболоченных и сыроватых лесах и кустарниках, на мшистых берегах мелких водоемов; с. Озерпах (Ворош.), с. Пуир, г. Николаевск (Чек.).

*C. callitrichos* V. Krecz. В хвойных лесах горных склонов, на выходах коренных пород; хр. Бол. Хехцир (А.А. Неч.), о. Бол. Шантар (А. П. Неч.).

*C. campylorhina* V. Krecz. В тенистых кедрово-широколиственных, лиственных лесах на перегнойной почве, часто как доминант в травяном покрове. Повс.

*C. canescens* L. На травяно-осоковых болотах, сырых лугах, мшистых берегах водоемов и в смешанных лесах. Повс.

*C. capituliformis* Meinsh. ex Maxim. Во влажных смешанных лесах на юге исследуемой территории, где находится северный предел ареала; с. Петропавловка (Ефим.), хр. Хехцир (Авр.), с. Петропавловка, с. Пивань, оз. Синдинское (Чек.).

*C. chordorrhiza* Ehrh. ex L. fil. На сфагновых болотах с постоянным избыточным увлажнением. На сплавинах и зыбунах, по зарастающим болотам и старицам, где участвует в процессах заболачивания; в Нижн.

Приамурье встречается лишь на севере: р. Амгунь (Шм.), р. Ольджикан, оз. Эвур (И. Кузн.), р. Анюй (Роз.).

*C. cinerascens* Kük. По иловатым берегам рек, озер, в приречных кустарниках, на пойменных осоково-разнотравных лугах. Растение для Нижн. Амура до наших исследований не указывалось. Сообщаемые ниже местонахождения находятся в Уссурийском и Удском флористических районах; г. Хабаровск, с. Шелихово, окр. с. Софийское (Чек.).

*C. cryptocarpa* C. A. Mey. (=*C. lyngbyei* ssp. *cryptocarpa* (C. A. Mey.) Hultén). Преимущественно в Амурском лимане на приморских травяных болотах, сырых лугах, по берегам водоемов и в кустарниковых зарослях; Нахтаху (Дес.), зал. Николая (Цинг.), с. Софийское, с. Пуир, с. Нижн. Пронге, окр. г. Николаевска (Чек.).

*C. diandra* Schrank. На заболоченных берегах озер лишь на севере бассейна Нижн. Амура; известна с оз. Орель (Цинг.).

*C. diplasiocarpa* V. Krecz. На лугах, в кустарниковых зарослях, по сухим рёлкам, песчаным берегам пойм; устье р. Уссури (Маак), р. Амур (Макс., Гл.), окр. г. Хабаровска (Сюз.), р. Тунгуска (Пол.), с. Среднетамбовское (Н. Сав.), с. Петропавловка, с. Корсаково (В. Шага), г. Комсомольск (Шлотг.), с. Быстринск (Савч., Н. Шага), с. Малмыж, с. Петропавловка, с. Мариинское (Чек.), оз. Бельго (Гап.).

*C. dispalata* Boott ex A. Gray. В сырых лесах, преимущественно пойменных, по берегам речек, на болотистых местах, большей частью в предгорьях; с. Харьковка (Шишк.), окр. с. Софийское, оз. Синдинское (Чек.).

*C. disperma* Dew. На моховых болотах, сырых и заболоченных мшистых лесах, по берегам лесных ключей и оврагов; с. Троицкое (Дес.), р. Эльбин (В. Кузн.), р. Гонгрен (И. Кузн.), р. Хунгари (Н. Сав.), с. Циммермановка (В. Шага), с. Петропавловка, ст. Тумнин (Чек.).

*C. drymophyla* Turcz. ex Steud. На лугах по берегам рек и речек, по мочажинам в широколиственных лесах, реже на травяных болотах и обочинах дорог; р. Керби (Шм.), с. Вознесенское (В. Кузн.), р. Хунгари (Н. Сав.), оз. Бол. Шарги (Кушт.), р. Горюн (И. Кузн.), г. Хабаровск, с. Киселевка (В. Шага).

*C. duriuscula* C. A. Mey. В южной части долины Нижн. Амура. На песчаных прибрежных лугах, по сухим склонам речных террас, на каменистой и щебнистой почве; с. Половинное (Корж.), Хабаровск (Дес.), с. Малмыж (В. Кузн., Тим., Чек.), с. Петропавловка (Чек., В. Шага), Бол. Уссурийские о-ва (В. Шага).

*C. eleusinoides* Turcz. ex Bess. На галечниках и песчаных отмелях по берегам рек, ключей и озер горных районов. В немногих пунктах исследуемого района: р. Амгунь (Шм., И. Кузн.), басс. рр. Сулука (Соч.) и Анюй (Роз., Калин.).

*C. enervis* C. A. Mey. В сырых понижениях вдоль автотрассы в г. Хабаровске вблизи Политехнического института (Чек.).

*C. falcata* Turcz. ex V. Krecz. В сухих лесах в тени на перегнойной почве совместно с *C. campylorhina*. Повс.

*C. glareosa* Wahl. В массе на приморских лугах, песках, галечниках, скалах, заливаемых приливами; окр. с. Пуир (Чек.), Амурский лиман — южный предел ареала.

*C. globularis* L. На сфагновых болотах, в сырых лиственничных, реже в смешанных лесах, на вырубках, по гарям, в кустарниковых зарослях. Повс.

*C. gmelinii* Hook. et Arn. На лугах морских побережий и нижнего течения рек, впадающих в море, по каменистым обрывам речных террас, по песчаным отмелям; зал. Де-Кастри (Макс., Дер., Гудз., Кушт.), о. Лангр (Дерб.), зал. Николая (Цинг.), с. Пуир, с. Нижн. Пронге (Чек.).

*C. gynocrates* Wormsk. На сфагновых болотах и в заболоченных лиственничных редколесьях. Только на севере исследуемой территории; о. М. Шантар (А. П. Неч.).

*C. kirganica* Kom. На травяных болотах, сырых пойменных лугах, реже — по берегам рек, озер и увлажненным лесным опушкам; р. Ольд-

жикан, р. Мята, оз. Чукчагирское (В. Кузн.), с. Вознесенское (Н. Сав.), с. Петропавловка (В. Шага), р. Холан, р. Черноусовка (Н. Шага), с. Шелихово, с. Кухари, с. Чичаговка, оз. Чукчагирское (Чек.). Повс.

*C. korshinskyi* Kom. Только в южной части долины Нижн. Амура. На склонах речных террас, сухих пойменных лугах, песчаных гривах; устье р. Уссури (Корж.), с. Болонь (В. Кузн.), с. Петропавловка (В. Шага, А. А. Неч., Чек.), с. Малмыж (Чек.).

*C. laevissima* Nakai. На лугах, лесных дорогах, просеках, реже — в зарослях кустарников, иногда как сорное. Повс.

*C. lanceolata* Boott. В травяном покрове сухих дубовых, лиственных лесов, в зарослях кустарников, по склонам речных террас и хребтов, изредка — на пойменных лугах. Повс.

*C. lapponica* O. F. Lang. На сфагново-осоковых болотах, заболоченных лугах, по мшистым берегам водоемов, на мочажинах в пойменных лесах. Повс.

*C. lasiocarpa* Ehrh. На болотах, заболоченных лугах, по топким берегам рек и озер. Повс.

*C. laxa* Wahl. На моховых болотах, заболоченных лугах; рр. Амгунь, Немилен (Шм.), с. Н. Петровка (В. Шага).

*C. leiorhyncha* C. A. Mey. На сырых, часто пойменных лугах, на дорогах среди полей, реже по берегам рек и стариц; г. Хабаровск (В. Шага, Чек.), с. Петропавловка, с. Вятское (Чек.); только на юге исследуемого района.

*C. leporina* L. Вблизи населенных пунктов, на сырых лугах, лесных опушках, окраинах леса, обочинах дорог; с. Пивань, с. Нижняя Экань (Шлотг.), с. Троицкое, с. Петропавловка, с. Софийское (Чек.).

*C. leucochlora* Bunge. До наших исследований для Удского флористического района «Флоры СССР» этот вид не приводился. В широколиственных, реже смешанных лесах, в зарослях кустарников по склонам речных террас, оврагов, на пойменных лугах; устье р. Уссури (Корж.), с. Сарапульское (Этт.), хр. Хехцир (Сол.), о. Циммермановский (В. Шага), с. Петропавловка, с. Малмыж, окр. г. Хабаровска (Чек.).

*C. limosa* L. На моховых болотах, по берегам зарастающих озер, на обводненных заболоченных понижениях. Повс.

*C. loliacea* L. На сфагновых, реже травяно-осоковых болотах, заболоченных лугах, мшистых лесах, преимущественно хвойных. Повс.

*C. longirostrata* C. A. Mey. По сухим склонам оврагов, речных террас в кустарниковых зарослях и лесах; р. Яй (Макс.), г. Хабаровск (Корж., В. Шага, Дес., Чек.), зал. Де-Кастри (Бел.), ст. Тумнин (Тат.), с. Кондон, р. Хумми (И. Кузн.), хр. Хехцир, с. Троицкое, с. Пивань, г. Николаевск (Чек.).

*C. maackii* Maxim. Лишь в южной части долины Нижн. Амура. На лугах в зарослях кустарников, реже по лесным сырым дорогам, берегам рек и речек; Амур (Макс.), устье р. Уссури (Маак), с. Сарапульское (Этт.), оз. М. Шаргин (В. Неч.), с. Петропавловка (В. Шага, Мадз., Чек.), с. Вятское, с. Воронежское (Чек.).

*C. mackenziei* V. Krecz. На морских побережьях; о. Бол. Шантар (А. П. Неч.).

*C. macrocephala* Willd. ex Spreng. Приморские пески; о. Феклистов (А. П. Неч.), о. Лангр (Дерб.).

*C. magellanica* Lam. В мочажинах моховых болот; р. Немилен (Шм.), хр. Дуссе-Алинь (Соч.).

*C. meyeriana* Kunth. На открытых местах по кочковатым травяным болотам и болотистым лугам; устье р. Уссури (Маак), р. Немилен (Шм.), р. Анюй (Роз., Дес.), р. Мухень, р. Немпту (Нейм.), р. Унка (В. Сав.), с. Керби, оз. Халиховского (И. Кузн.,) ст. Ин, р. Ефразита (Пол.).

*C. microtricha* Franch. В хвойных лесах каменистых склонов высокогорных районов; горный массив Шаман-Тиуль, оз. Амут, окр. с. Тахта (Чек.).

*C. middendorffii* Fr. Schmidt. На севере бассейна Нижн. Амура на моховых болотах, мшистых заболоченных лиственничках; р. Немилен (Шм.),

рр. Амгунь, Кур (В. Кузн.), зал. Де-Кастри (Н. Сав.), оз. Орель, зал. Николая (Цинг.), с. Циммермановка, оз. Бол. Оленье (Н. Шага), с. Тахта, с. Пуир, пос. П. Осипенко, с. Нижн. Пронге (Чек.).

*C. minuta* Franch. На травяно-моховых болотах, заболоченных лугах. Повс.

*C. mollissima* Christ. Преимущественно на севере в пойменных лесах, кустарниковых зарослях, на сырых лугах, вдоль берегов речек; рр. Амур, Амгунь (Шм.), Ороча (Краш.), Амгунь (Соч.), с. Айкорочи (Пехт.), с. Циммермановка (В. Шага), с. Софийское, ст. Высокогорная, с. Нижн. Пронге, р. Каменка (Чек.).

*C. nanella* Ohwi. По склонам в горных лесах Хехцирского хребта (Баб.).

*C. nemurensis* Franch. Только на севере долины Амура на моховых болотах, мочажинах в заболоченных лесах; с. Быстринское, с. Циммермановка (В. Шага, Савч.), с. Макаровка (Чек.).

*C. neurocarpa* Maxim. На пойменных лугах, илисто-песчаных берегах водоемов. Единично в мелкоосочниках, мелкозлачниках, пионерных группировках растительности, на обочинах дорог. На севере до окр. с. Софийское Ульчского района. Повс.

*C. obtusata* Liljebl. По сухим лесным склонам: хр. Хехцир (Мельн.).

*C. orthostachys* C. A. Mey. Только на юге исследуемой территории на сырых и болотистых лугах, окраинах смешанных лесов, по берегам рек; с. Калиновка (Н. Шага), с. Петропавловка, с. Чичаговка (Чек.).

*C. pallida* C. A. Mey. Вторичные разнотравные луга, на вырубках, в лесах различного типа, на сухих обочинах дорог, по железнодорожным насыпям, до 900 м над ур. м. Повс.

*C. planiculmis* Kom. В пойменных лесах на юге Нижн. Приамурья; хр. Хехцир (Дес., Баб.).

*C. podocarpa* R. Br. По речным террасам, берегам рек и речек, сырым лесным лужайкам, склонам гор; хр. Дуссе-Алинь и истоки рр. Сулука и Ям-Макина (Соч.).

*C. pseudo-curaica* Fr. Schmidt. На сплавинах и зыбунах зарастающих водоемов, по берегам со стоячей водой, реже — на сфагновых и осоковых болотах. Повс.

*C. pseudo-loliacea* Fr. Schmidt. На моховых болотах, сырых лугах, в заболоченных лиственничниках Амурского лимана; с. Озерпах (Ворош.), с. Пуир, с. Нижн. Пронге (Чек.).

*C. raddei* Kük. На сырых лугах, в пойменных зарослях кустарников, на песчаных берегах рек и озер; на север до окр. с. Софийское Ульчского района. Повс.

*C. rariflora* (Wahl.) Smith. На сфагново-осоковых болотах низинного и переходного типа, в мочажинах. Только на севере бассейна Нижн. Амура; зал. Николая (Цинг.), оз. Чукчагирское, с. Нижн. Пронге (Чек.).

*C. remotiuscula* Wahl. По сырым местам в тенистых смешанных лесах, по берегам ручьев; с. Кутузовка (Чек.), ст. Корфовская (Мельн.).

*C. reventa* V. Krecz. В сухих лесах, преимущественно по склонам речных террас и хребтов с дренированной почвой. Повс.

*C. rhynchophysa* C. A. Mey. Часто большими зарослями по берегам водоемов, преимущественно со стоячей водой, на сырых лугах, в тенистых местах. Повс.

*C. rigidioides* (Gorodk.) V. Krecz. По щебнистым и каменистым горным склонам, в зарослях кедрового стланика с кустистыми лишайниками и на гольцах; р. Амгунь (В. Кузн.), р. Яса (Шишк.), хр. Дуссе-Алинь, рр. Сулук, Ям-Макита, Тагой, Тумнин, Эльга (Соч.), р. Лимури (Цинг.), р. Анюй (Роз., Калин.), хр. Тардоки-Яни (В. Шага), горный массив Шаман-Тиуль, Кузнецовский перевал (Чек.). Повс.

*C. rostrata* Stokes. На мезотрофных травяных болотах, болотистых лугах, берегах зарастающих стоячих или медленно текущих водоемов. Повс.

*C. rotundata* Wahl. На моховых болотах и в мочажинах; оз. Орель, зал. Николая (Цинг.), оз. Бол. Оленье (Н. Шага).

*C. rubra* Lévl. et Vaniot. На заболоченных лугах, травяных кочковатых болотах, в долинах рек, в прибрежных кустарниковых зарослях, в лиственничниках. Повс.

*C. sabynensis* Less. et Kunth. В приречных кустарниковых зарослях, лесах, на лугах, на обочинах дорог; с. Паддали (Макс.), р. Хунгари (Н. Сав.), г. Хабаровск, с. Хехцир, с. Петропавловка (В. Шага), с. Софийское, с. Пивань, пос. Горный, с. Петропавловка (Чек.).

*C. saxatilis* L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela. По берегам водоемов, болот, на каменистых откосах горных мест; хр. Дуссе-Алинь (Соч.).

*C. schmidtii* Meinsh. На низинных кочковатых болотах в долинах рек, на сырых лугах, берегах водоемов, единично — в смешанных лесах. Повс.

*C. sedakowii* C. A. Mey. ex Meinsh. На моховых болотах и в еловых лесах; р. Немилен, Амгунь (Шм.).

*C. siderosticta* Hance. В смешанных широколиственных лесах, в кустарниковых зарослях, только на юге Нижн. Приамурья; устье р. Уссури (Пржев.), хр. Хехцир (Дес.).

*C. sordida* Cham. ex Van Heurck et Muell. ( = *C. amurensis* Kük.). На лесных травяных болотах, по лесистым берегам рек и речек. Повс.

*C. subebracteata* (Kük.) Ohwi. В лесах, преимущественно смешанных, на склонах речных террас и хребтов, изредка по сухим лугам. Повс.

*C. sutschanensis* Kom. Сухие лесные склоны; окр. с. Болонь (В. Кузн.).

*C. tenuiflora* Wahl. По моховым, реже травяным болотам, обычно на затененных местах, по заболоченным лиственнично-багульниковым лесам; басс. рр. Амгунь, Немилен (Шм.), Девятка (Гап.), с. Бэлер (Макс.), с. Бельго (Шлотг.), с. Кондон (Чуч., Верш.), с. Дуди (Чек.).

*C. tripartita* All. По каменистым склонам, берегам горных рек; хр. Дуссе-Алинь (Соч.).

*C. tuminensis* Kom. Приморские берега рек, речек, на иловатых отмелях; р. Камора (Федч.), верховья р. Кур (В. Кузн.), р. Горюн, р. Гонгрен (И. Кузн.), р. Лимури (Цинг.), р. Тумнин (Соч.), г. Николаевск (Ворош., Чек.).

*C. uda* Maxim. На севере исследуемого района до с. Софийское, в сырых лиственных и смешанных лесах, по склонам лесных оврагов, на почве, богатой гумусом. Повс.

*C. ussuriensis* Kom. В широколиственных, мелколиственных и кедровых лесах, на выходах коренных пород; о. Аскольд (Дес.), р. Садом (В. Сав.), хр. Хехцир (Федч., В. Шага, Чек.), с. Бельго (Чек.).

*C. vanheurckii* Muell. Arg. В сухих лесах, кустарниковых зарослях, по травянистым склонам лесных оврагов. Повс.

*C. vesicata* Meinsh. По осоковым болотам, берегам рек, ключей, зарастающих озер, на сырых болотах. Повс.

*C. xyphium* Kom. На севере исследуемой территории до с. Софийское; в хвойных и смешанных лесах на перегнойной почве по склонам хребтов. Повс.

## ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора Советского Дальнего Востока. — Егорова Т. В. (1966). Род *Carex* L. Арктическая флора СССР, 3. — Кречетович В. И. (1935). Род *Carex* L. Флора СССР, III. —Чекань В. С. (1972). Новые и редкие виды *Carex* L. бассейна Нижнего Амура. Бот. ж., 57, 11. — Шлотгауэр С. Д. (1967). Географические связи адвентивных растений Комсомольского заповедника. В сб.: Вопросы географии Приамурья.

Хабаровский государственный педагогический институт.

Получено 12 III 1974.

УДК 007 : 727.65

И. Т. Васильченко

# О РАЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГЕРБАРИЕВ. II

I. T. VASILCHENKO. ON THE RATIONAL ORGANIZATION OF HERBARIUMS. II

В первом сообщении, касающемся рациональной организации Гербариев (Васильченко, 1974), мы остановились главным образом на рациональной конструкции гербарных помещений. Настоящее (второе) сообщение имеет целью осветить вопрос о правильном «наполнении» гербарных помещений научным материалом, соответствующем современным требованиям, которые предъявляются к гербариям прогрессом ботанической науки. Основным содержанием гербариев и в наше время остаются всем известные коллекции видового состава флоры той или иной территории, с выделением и особым хранением типового материала. Пополнение коллекций должно сопровождаться комплектованием обменного (дублетного) фонда.

В настоящее время число лиц, занимающихся изучением флоры, или соприкасающихся в своей деятельности с этим вопросом, неизмеримо возросло по сравнению с недавним прошлым. Вместе с тем сильно увеличился приток в Гербарии лиц, нуждающихся в определении собранных ими коллекций. В процессе определения довольно часто приходится обращаться к сверке определяемого растения с его уже определенными экземплярами, хранящимися в основном фонде Гербария. Это усложняет сверку и наносит ущерб фондовым коллекциям. Во избежание этого, при каждом гербарии необходимо иметь возможно более полную справочную коллекцию, составленную хорошо определенными дублетными (по отношению к растениям, остающимся в фонде Гербария) экземплярами каждого вида. Эта коллекция и должна служить пособием для проверки определений растений лицам, не ведущим специальную систематическую работу (студентам, агрономам, геоботаникам производственного профиля, педагогам и т. д.).

В арсенале методов биосистематики большую роль играет изучение семян и плодов («карпологическая систематика»), причем не только их внешней морфологии, но и внутренней, в особенности исследование структуры семенной (и плодовой) оболочки, формы и строения зародыша. Это вызывает необходимость организации при Гербариях специальной карпологической коллекции, курируемой и пополняемой опытными систематиками. Некоторые наши Гербарии уже имеют хорошие карпологические коллекции, постепенно к этому приходят и другие Гербарии. Я не буду останавливаться на значении подобных коллекций для решения многих практических вопросов (например, для определения сорных и ядовитых примесей в зерне, для анализа почвенной засоренности и засоренности поливных вод в условиях орошаемого земледелия и т. д.).

Бластологический метод (т. е. изучение особенностей растений на ранних фазах их развития) еще не нашел себе надлежащего места в ряду методов биосистематики. Тем не менее он, без сомнения, займет здесь свое место в самом ближайшем будущем. Но для этого необходимо систематически накоплять необходимые материалы, т. е. комплектовать в Гербариях бластологические коллекции. На основе этих коллекций можно будет издавать и серию определителей и атласов, важных для практических целей (определители всходов сорных растений, декоративных деревьев и кустарников, а также различных пособий, рассчитанных на определение растений в ранневегетативном состоянии). Образцом подобных изданий может служить известный атлас-определитель всходов Чаподи (Czapodi, 1968).

Цитологи и цитогенетики пришли к твердому убеждению о необходимости строгого документирования изучаемых ими объектов путем хранения

их в специальных отделениях Гербариев. Эти объекты должны храниться как в виде обычных гербарных коллекций, так и в виде соответствующих препаратов.

Вопрос о месте организации палинологических коллекций с нашей точки зрения не вызывает сомнений: только на базе хорошего и достаточно полного гербария можно создать хорошую палинологическую коллекцию, и только на базе гербария эта коллекция может существовать, развиваться и пополняться.

Сложнее обстоит дело с палеоботаническими коллекциями. Так, А. Л. Тахтаджян считает, что палеоботаника, в сущности говоря, является систематикой ископаемых растений, основанной на изучении морфологии ископаемых остатков растений и их отпечатков. Таким образом, вопросы палеокарпологии, очевидно, будут решаться на базе карпологической коллекции, палеопалинологи будут использовать при своих исследованиях палинологическую коллекцию; все палеоботаники могут продуктивно работать только при использовании обычных гербарных коллекций. Палеоботанические исследования всегда оказываются весьма тесно связанными с гербарием, что и определяет организацию и развитие палеоботанических коллекций при Гербариях.

Особое место в Гербарии должна занимать коллекция терат. Тератология, развившаяся в особую ветвь сравнительной морфологии и связанная с изучением как видоизмененных, так и нормальных растений, также нуждается в документированном хранении своих объектов и пополнении тератологических материалов. Превосходный (хотя и небольшой) гербарий терат имеется, например, в Памирском ботаническом саду (в г. Хороге), он собран Л. Ф. Остапович и отражает выполненную ею под руководством А. В. Гурского работу по изучению терат.

Важным условием правильного комплектования гербарных коллекций является их плановое пополнение. В каждом Гербарии прежде всего должен быть полностью представлен весь видовой состав флоры той территории, на которую рассчитан данный Гербарий. При этом растения должны собираться в различных ботанико-географических районах и местообитаниях, в различные периоды вегетации растений (об организации поездок по сбору растений нами будет сделано особое сообщение). Что касается флоры других областей и стран, лежащих за пределами основного поля деятельности данного гербария, то сбор (и получение путем обмена) растений этих областей и стран должен определяться возможностями и научными интересами сотрудников Гербария.

Дискуссионным является вопрос о включении в состав гербария растений культурных (садовых, декоративных и т. д.), не представленных в нашей естественной флоре. По-видимому, растения, культивируемые в ботанических садах и ими распространяемые, должны составить предмет забот Гербариев ботанических садов, а культурные растения сельскохозяйственного, медицинского и лесного профиля — Гербариев соответствующих научных и научно-опытных учреждений. Примерами таких гербариев являются Гербарии Всесоюзного института растениеводства (ВИР) и Всесоюзного института лекарственных растений (ВИЛР). В этих Гербариях должны комплектоваться коллекции не только на видовом, но и на внутривидовом уровне (сорта, формы, расы в узком смысле этого слова и т. д.). Само собою разумеется, что в крупных Гербариях (каковым прежде всего является Гербарий Ботанического института АН СССР), все эти виды, и в том числе зарубежные, найдут свое место в соответствующих секторах гербариехранилищ.

В заключение мы позволим себе остановиться еще на одном вопросе. В некоторых Гербариях (например, в Гербарии ВИРа) имеется секция так называемого «биологического гербария», где сосредоточиваются гибриды, новообразования, мутации, где отражается изменчивость растений в популяциях и другие аналогичные материалы (Борковская и Воськоньян, 1965). В ближайшем будущем подобного рода материалы, несомненно, займут свое место в наших Гербариях.

«Нет сомнений, как справедливо пишет А. К. Скворцов (1973 : 7), что главной основой и опорой работ по ботанической систематике в предвидимом будущем по-прежнему останется гербарий». А это обязывает нас уделять большое внимание правильной организации гербарного дела.

ЛИТЕРАТУРА

Борковская В. А. и С. С. Восконьян. (1965). Гербарий ВИР. — Васильченко И. Т. (1974). К рациональной организации Гербариев. Бот. ж., 59, 4. — Скворцов А. К. (1973). Гербарий — основа систематической и географической ботаники. Природа, 9. — Czapodi Vera. (1968)· Keimlingsbestimmungsbuch der Dikotyledonen.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 7 V 1974.

---

УДК 581.522.4 : 536.4 : 581.132 : 582.272

А. Р. Гринталь

# ТЕМПЕРАТУРНАЯ АДАПТАЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА *LAMINARIA SACCHARINA* (L.) LAM.

A. R. GRINTAL. ADAPTATION OF PHOTOSYNTHESIS TO TEMPERATURE IN *LAMINARIA SACCHARINA* (L.) LAM.

В работе показаны изменения интенсивности фотосинтеза бурой водоросли *Laminaria saccharina* на протяжении 4—6 часов адаптации при различной температуре. Исследования проведены в различные сезоны года. В результате установлено, что при температурах от 0 до 20° скорость фотосинтеза ламинарии изменяется незначительно в течение 4—6 часов выдерживания ее при этих температурах. При температуре 25° длительное выдерживание растений (более 1—2 часов) приводит к снижению интенсивности ассимиляции $CO_2$ летом и осенью. При температуре 30° фотосинтез наблюдался только в зимний и весенний сезоны у растений, взятых в опыт непосредственно из моря, без предварительной адаптации к этой температуре.

В настоящее время все большее значение приобретает измерение первичной продукции в прибрежных водах моря, где запасы морских растений довольно велики, но используются до сих пор недостаточно.

Для учета продукции морских водорослей необходимы данные об интенсивности фотосинтеза и дыхания и их соотношении в различные сезоны года. Знание величин этих основных процессов жизнедеятельности морских растений и зависимости фотосинтеза и дыхания от различных экологических факторов позволило бы наладить эффективное искусственное выращивание промысловых видов водорослей.

Из всех факторов среды наибольшее влияние на скорость ассимиляции $CO_2$ макрофитами оказывают освещенность и температура. Существенное значение при этом должны иметь адаптивные реакции водорослей к указанным факторам среды.

Изучавшиеся нами макрофиты Мурманского залива растут в условиях довольно низких температур воды. Они хорошо приспособлены к температурным условиям своего местообитания, большинство видов относится к арктическим и арктическо-бореальным формам.

В районе наших исследований температура воды имеет небольшую амплитуду колебаний в течение года: от 8—10° летом до —1.5—0° зимой (по данным гидрометеостанции «Дальнезеленецкая» за 1966—1971 гг.). Благодаря Нордкапской ветви теплого течения Гольфстрим даже зимой море здесь не замерзает. Самые низкие температуры воды в слое 0—50 м наблюдаются в марте—апреле, а максимальные — в июле—августе (Черновская, 1957).

*L. saccharina* принадлежит к многолетним растениям. Обычно заложение сорусов у ламинарии на Мурмане происходит весной; в течение лета они растут, а осенью наблюдается разрушение спорангиев и массовый выход зооспор, которые, поплавав некоторое время в воде, оседают на дно, прикрепляются к камням и прорастают в микроскопический гаметофит, из которого затем развивается новый спорофит непосредственно под родительскими растениями. Это позволяет молодым растениям развиваться и выжить под покровом больших пластин родительских особей.

В Дальнезеленецкой губе мы наблюдали спороносные ламинарии с середины октября (иногда раньше) до января месяца. Образование гаметофитов наблюдалось в ноябре—декабре, т. е. во время полярной ночи. В феврале—марте после полярной ночи начинался быстрый рост спорофитов. В это время в нижнем горизонте литоральной зоны и в верхнем горизонте сублиторали мы встречали множество небольших тонких пластин молодых ламинарий. В июле—августе спорофиты достигали значительных размеров, пластины их утолщались, после чего рост растений замедлялся и наступал период размножения. Во время осенних штормов пластины спороносных растений разрушались и сбрасывались, так что к концу января оставались оборванные талломы старых растений или сохранившиеся пластины не спороносивших растений.

Возраст экземпляров *L. saccharina* на побережье Мурмана, по данным М. С. Киреевой и Т. Ф. Щаповой (1940), составляет 3—4 года (в Кольском заливе), а по В. В. Кузнецову (1960), — не менее 6—8 лет (на побережье Восточного Мурмана).

По нашим наблюдениям, на втором году жизни спорофиты *L. saccharina* не спороносят, по-видимому, ламинария начинает плодоносить на Восточном Мурмане только на третий год.

Сотрудниками лаборатории альгологии Мурманского морского биологического института в 1964 г. были проведены опыты по выращиванию ламинарии на плотах. Оказалось, что спороносящие водоросли встречались только на третий год стояния плотов в заливе (Барашков, Вахрашина, 1964).

В связи с циклом развития биомасса исследованной нами ламинарии сильно изменяется в течение года в зависимости от сезона, максимальная биомасса наблюдалась в июле—августе.

Целью нашей работы было изучить ход фотосинтеза ламинарии во времени в зависимости от температуры в разные сезоны года. Проведенные в лабораторных условиях исследования фотосинтеза *L. saccharina* позволили создать значительно большие диапазоны температур, чем те, которые наблюдаются в море.

## Методика работы

Работа проводилась в лаборатории альгологии Мурманского морского биологического института АН СССР на Баренцевом море. Опыты были поставлены в лабораторных условиях в различные сезоны года в 1971—1972 гг. Фотосинтез измерялся кислородным методом Винклера. Источником освещения были люминесцентные лампы дневного света (ЛБ-80), освещенность во время опытов была 5 клк. По нашим неопубликованным данным, насыщающая освещенность для фотосинтеза *L. saccharina* составляет 5—10 клк в зависимости от сезона года. Время экспозиции — 30 минут, площадь кусочка ламинарии в опытах равнялась 10 см$^2$. Фотосинтез измерялся при температурах от 0 до 30°.

В наших опытах по температурной адаптации фотосинтеза ламинарии учитывалась интенсивность фотосинтеза на протяжении 4—6 часов выдерживания растений при определенной температуре (прямое действие). Для построения временны́х кривых фотосинтеза мы измеряли скорость ассимиляции $CO_2$ у растений, взятых непосредственно из моря (начало измерений), затем у тех же растений, выдержанных 30 минут, 1, 2, 3, 4 и 6 часов при данной температуре и освещенности. Нас интересовало также,

сколько нужно времени, чтобы растение адаптировалось к новой температуре.

Поскольку *L. saccharina* имеет пластинчатый таллом, результаты измерений ассимиляции мы выражали в трех единицах пересчета: в мг$O_2$/г сырого веса в час, в мг$O_2$/г сухого веса в час и в мг$O_2$/дм$^2$ в час.

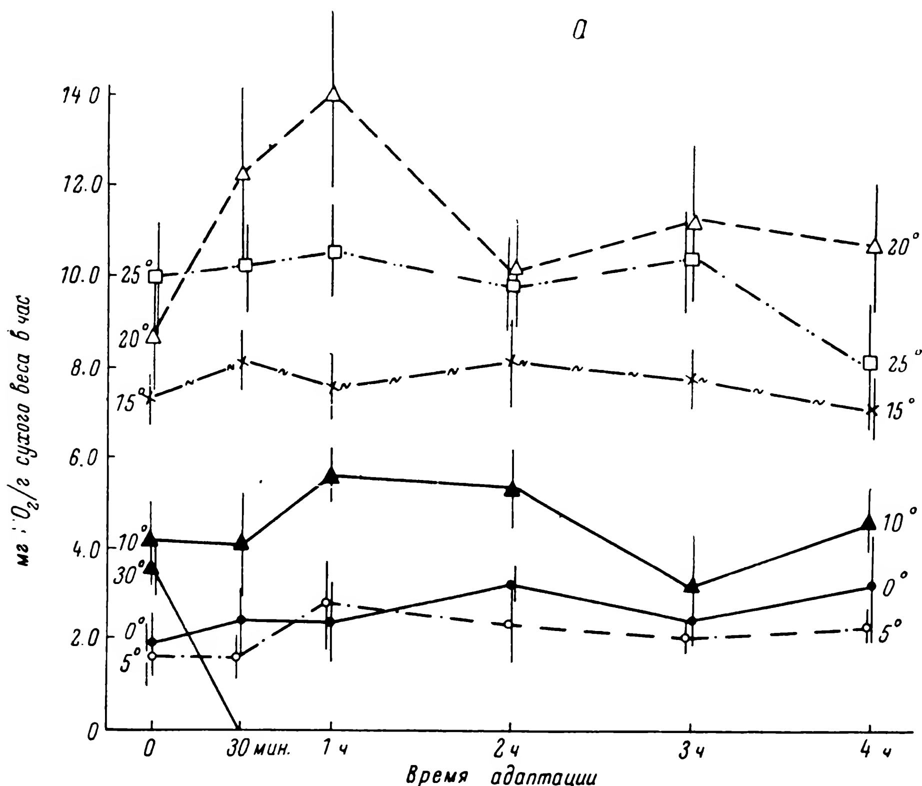
Доверительные границы отклонений каждой величины рассчитывались в соответствии с методикой, принятой И. П. Ашмариным и др. (1971).

## Результаты и обсуждение

Данные измерения температурной адаптации фотосинтеза ламинарии в разные сезоны года представлены на рисунке (*а*, *б*, *в* и *г*) в пересчете на сухой вес и в табл. 1—4. Таблицы приводятся сокращенно, в них опущены графы, показывающие интенсивность фотосинтеза после 1, 2 и 3 часов адаптации. Эти величины (в пересчете на сухой вес) показаны на рисунке.

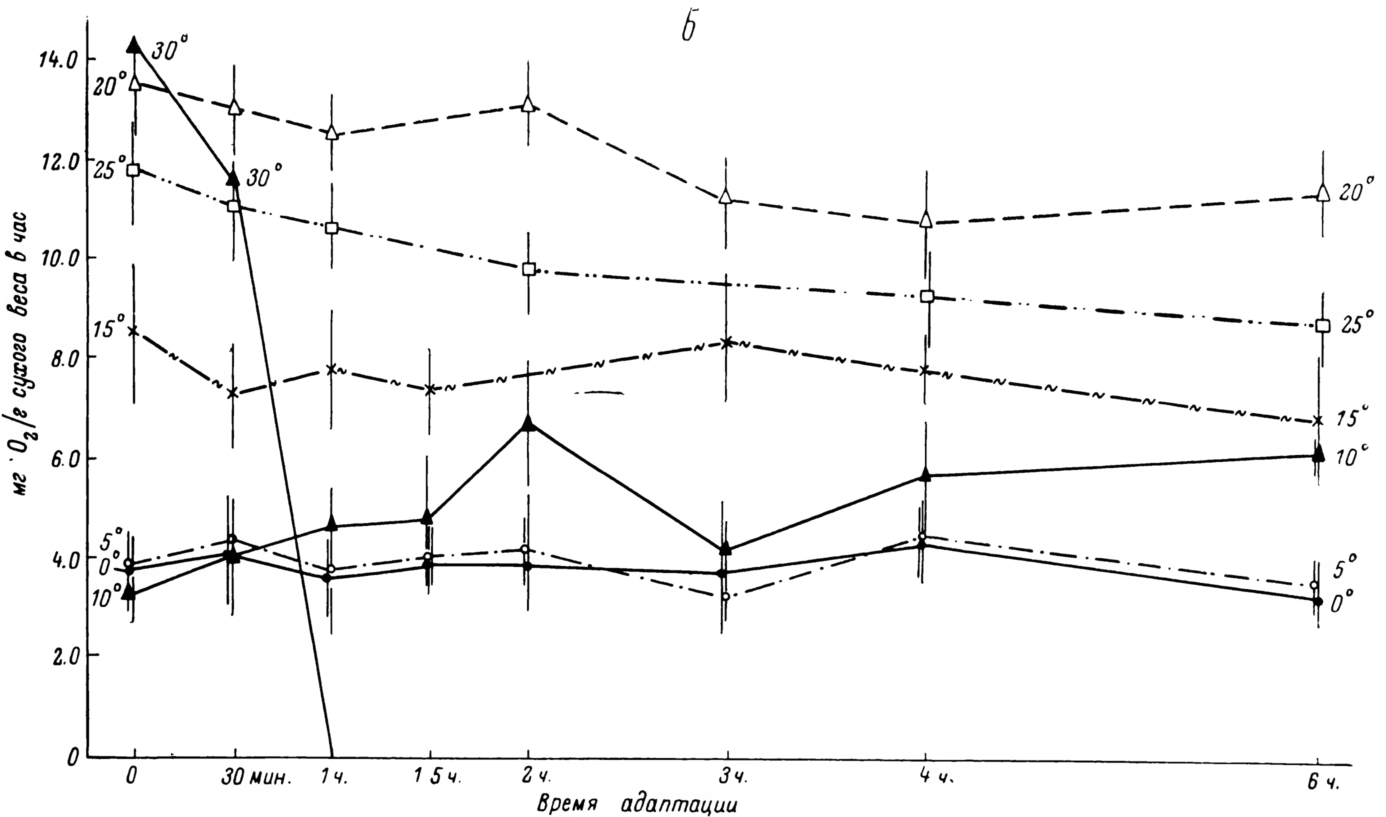
В январе (*а*) при температурах 0, 5, 10, 15, 20 и 25° на протяжении 4 часов адаптации наблюдался довольно равномерный ход фотосинтеза. После часовой адаптации скорость фотосинтеза при 20° была выше, чем при 25°. При температуре 30° фотосинтез наблюдался только у растений, взятых в опыт непосредственно из моря, не адаптированных к температуре 30°, и был равен 3.8 мг$O_2$/г сухого веса в час. Выдерживание растений более 30 минут при этой температуре приводило к потере способности ассимилировать $CO_2$, и мы наблюдали поглощение кислорода и выделение $CO_2$ на свету.

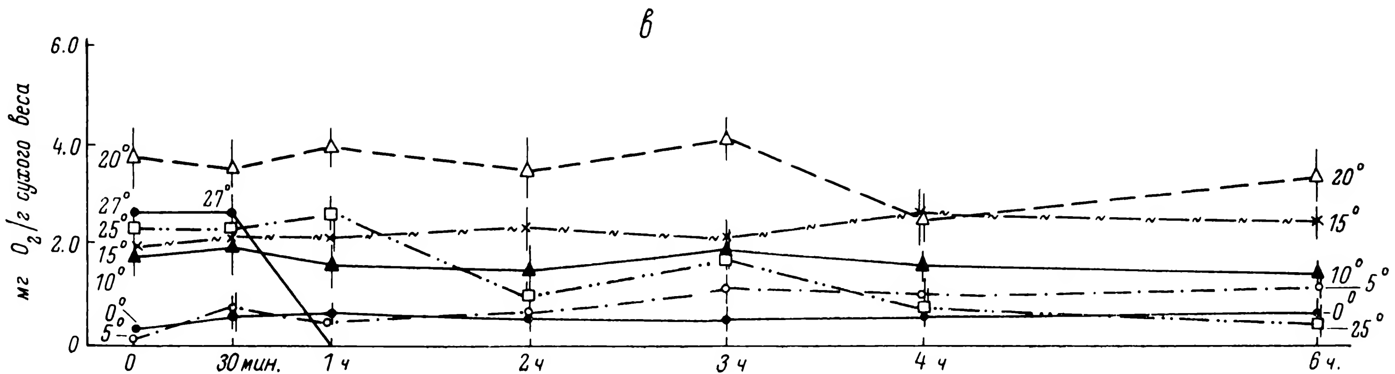
Весной, в апреле—мае, ход кривых фотосинтеза (*б*) при температурах 0, 5, 10, 15 и 20° на протяжении 6 часов адаптации почти не изменялся. Небольшое понижение скорости ассимиляции $CO_2$ в конце 6-часового




Температурная адаптация фотосинтеза *Laminaria saccharina* в различные сезоны года (в мг $O_2$/г сух. веса в час).

*а* — январь; *б* — апрель—май; *в* — июль—август; *г* — октябрь. *На оси ординат* — интенсивность фотосинтеза.


б
мг · $O_2$/г сухого веса в час
14.0
12.0
10.0
8.0
6.0
4.0
2.0
0
30°
20°
25°
15°
5°
0°
10°
0
30 мин.
1 ч.
1 5 ч.
2 ч.
3 ч.
4 ч.
6 ч.
Время адаптации


в
6.0
4.0
2.0
0
мг $O_2$/г сухого веса
20°
27°
25°
15°
10°
0°
5°
0
30 мин.
1 ч
2 ч
3 ч
4 ч
6 ч.
15°
10°
5°
0
25°

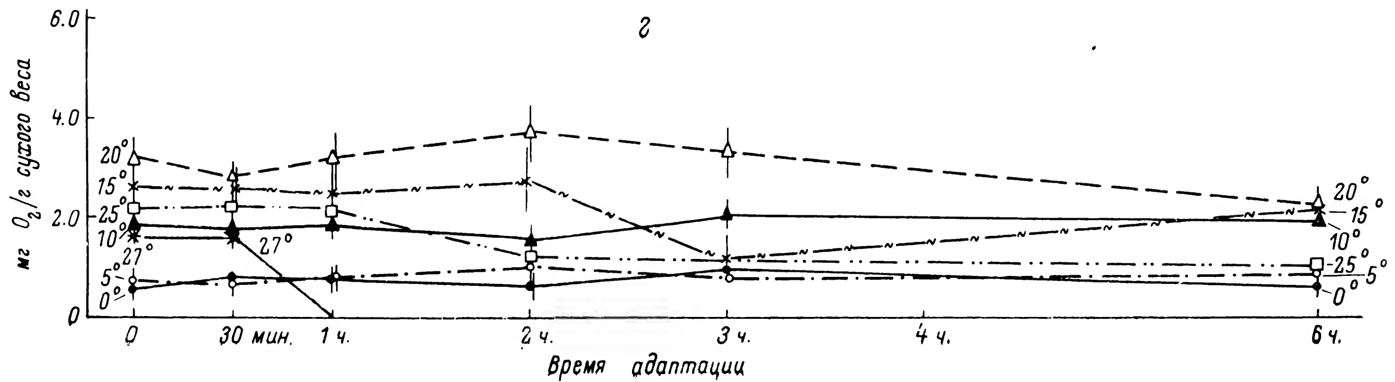

г
6.0
4.0
2.0
0
мг $O_2$/г сухого веса
20°
15°
25°
10°
27°
5°
0°
0
30 мин.
1 ч.
2 ч.
3 ч.
4 ч.
6 ч.
Время адаптации
15°
10°
25°

ТАБЛИЦА 1

Влияние продолжительности адаптации на интенсивность фотосинтеза ламинарии при различных температурах в январе

| Температура, °С | 0 мин. | 30 мин. | 4 часа | Единицы измерений |
|---|---|---|---|---|
| 0 | 0.21±0.12 | 0.24±0.13 | 0.30±0.13 | В $мгO_2$/г сыр. веса в час |
| | 1.95±0.72 | 2.40±1.00 | 3.20±1.3 | В $мгO_2$/г сух. веса в час |
| | 0.7±0.14 | 0.8±0.08 | 1.0±0.23 | В $мгO_2/дм^2$ в час |
| 5 | 0.14±0.06 | 0.14±0.06 | 0.24±0.13 | То же |
| | 1.6±0.49 | 1.6±0.68 | 2.4±0.21 | |
| | 0.8±0.18 | 0.6±0.20 | 0.9±0.06 | |
| 10 | 0.40±0.08 | 0.42±0.16 | 0.50±0.12 | » » |
| | 4.2±1.1 | 4.1±1.4 | 4.6±0.77 | |
| | 1.4±0.23 | 1.6±0.28 | 1.4±0.23 | |
| 15 | 0.72±0.11 | 0.78±0.13 | 0.68±0.12 | » » |
| | 7.4±0.63 | 8.1±0.74 | 7.1±0.68 | |
| | 1.5±0.14 | 1.4±0.16 | 1.46±0.18 | |
| 20 | 1.1±0.30 | 1.6±0.33 | 1.1±0.14 | » » |
| | 8.6±1.2 | 12.3±2.3 | 10.6±0.50 | |
| | 1.8±0.24 | 2.6±0.31 | 2.7±0.13 | |
| 25 | 0.9±0.16 | 0.9±0.21 | 0.8±0.26 | » » |
| | 10.0±1.67 | 10.2±1.8 | 8.0±1.7 | |
| | 2.4±0.21 | 2.3±0.13 | 1.7±0.26 | |
| 30 | 0.4±0.18 | Нет | Нет | » » |
| | 3.8±1.06 | | | |
| | 1.0±0.33 | | | |

периода наблюдалось при температуре 20°. Некоторые изменения фотосинтеза при 10° определяются погрешностью опыта. Кривая фотосинтеза при 25° проходит ниже кривой при 20°. Интенсивность фотосинтеза при 25° к концу 6-часового периода адаптации также немного снижалась. При повышении температуры до 30° мы наблюдали фотосинтез только в первых

ТАБЛИЦА 2

Влияние продолжительности адаптации на интенсивность фотосинтеза ламинарии при различных температурах в мае

| Температура, °С | 0 мин. | 30 мин. | 6 часов | Единицы измерений |
|---|---|---|---|---|
| 0 | 0.4±0.16 | 0.5±0.21 | 0.35±0.08 | В $мгO_2$/г сыр. веса в час |
| | 3.8±0.85 | 4.1±1.40 | 3.3±0.88 | В $мгO_2$/г сух. веса в час |
| | 0.8±0.16 | 0.9±0.18 | 0 9±0.18 | В $мгO_2/дм^2$ в час |
| 5 | 0.5±0.24 | 0.56±0.15 | 0.4±0.07 | То же |
| | 3.8±0.85 | 4.4±0.83 | 3.6±0.44 | |
| | 1.4±0.33 | 1.5±0.20 | 1.1±0.12 | |
| 10 | 0.6±0.22 | 0.6±0.17 | 0.7±0.17 | » » |
| | 3.3±0.91 | 4.0±0.27 | 6.2±0.78 | |
| | 1.1±0.26 | 1.2±0.14 | 2.0±0.21 | |
| 15 | 0.9±0.19 | 0.8±0.18 | 0.7±0.15 | » » |
| | 8.5±1.78 | 7.3±1.40 | 6.9±1.20 | |
| | 2.4±0.20 | 2.1±0.28 | 1.7±0.27 | |
| 20 | 1.42±0.28 | 1.5±0.21 | 1.3±0.20 | » » |
| | 13.5±1.18 | 13.0±0.81 | 11.4±1.08 | |
| | 3.2±0.26 | 3.2±0.18 | 2.8±0.23 | |
| 25 | 1.2±0.24 | 1.1±0.18 | 0.9±0.14 | » » |
| | 11.8±1.33 | 11.0±1.11 | 8.8±0.98 | |
| | 3.0±0.18 | 2.9±0.14 | 2.1±0.16 | |
| 30 | 1.25±0.31 | 1.0±0.27 | Нет | » » |
| | 14.1±6.3 | 11.4±3.1 | | |
| | 2.2±0.80 | 2.2±0.83 | | |

## ТАБЛИЦА 3

**Влияние продолжительности адаптации на интенсивность фотосинтеза ламинарии при различных температурах в июле—августе**

| Температура, °C | 0 мин. | 30 мин. | 6 часов | Единицы измерений |
|---|---|---|---|---|
| 0 | 0.06±0.03 | 0.10±0.04 | 0.10±0.06 | мг$O_2$/г сыр. веса в час |
| | 0.3±0.16 | 0.60±0.30 | 0.6±0.15 | мг$O_2$/г сух. веса в час |
| | 0.2±0.09 | 0.44±0.18 | 0.42±0.11 | мг$O_2$/дм$^2$ в час |
| 5 | 0.04±0.01 | 0.15±0.06 | 0.14±0.04 | То же |
| | 0.16±0.03 | 0.70±0.42 | 1.2±0.24 | |
| | 0.16±0.03 | 0.5±0.04 | 0.54±0.18 | |
| 10 | 0.4±0.13 | 0.4±0.12 | 0.3±0.11 | » » |
| | 1.8±0.48 | 2.0±0.64 | 1.4±0.43 | |
| | 1.6±0.33 | 1.1±0.32 | 0.8±0.27 | |
| 15 | 0.4±0.16 | 0.42±0.12 | 0.4±0.06 | » » |
| | 2.0±0.54 | 2.2±0.48 | 2.5±0.30 | |
| | 1.1±0.16 | 1.0±0.24 | 1.4±0.18 | |
| 20 | 0.7±0.32 | 0.7±0.16 | 0.6±0.20 | » » |
| | 3.8±0.04 | 3.6±0.40 | 3.4±0.84 | |
| | 2.2±0.32 | 2.0±0.24 | 1.7±0.26 | |
| 25 | 0.5±0.16 | 0.5±0.22 | 0.11±0.02 | » » |
| | 2.4±0.56 | 2.3±0.68 | 0.5±0.16 | |
| | 1.2±0.12 | 1.2±0.16 | 0.3±0.02 | |
| 27 | 0.42±0.02 | 0.43±0.16 | | |
| | 2.6±0.11 | 2.6±1.34 | Нет | » » |
| | 1.45±0.14 | 1.6±0.50 | | |
| 30 | Нет | Нет | » | |

## ТАБЛИЦА 4

**Влияние продолжительности адаптации на интенсивность фотосинтеза ламинарии при различных температурах в октябре**

| Температура, °C | 0 мин. | 30 мин. | 6 часов | Единицы измерений |
|---|---|---|---|---|
| 0 | 0.08±0.01 | 0.11±0.02 | 0.12±0.02 | мг$O_2$/г сыр. веса в час |
| | 0.6±0.14 | 0.8±0.16 | 0.7±0.16 | мг$O_2$/г сух. веса в час |
| | 0.6±0.12 | 0.6±0.10 | 0.6±0.06 | мг$O_2$/дм$^2$ в час |
| 5 | 0.17±0.02 | 0.14±0.01 | 0.19±0.02 | То же |
| | 0.7±0.13 | 0.75±0.15 | 0.9±0.22 | |
| | 0.6±0.11 | 0.7±0.08 | 0.7±0.14 | |
| 10 | 0.31±0.03 | 0.32±0.01 | 0.35±0.04 | » » |
| | 1.9±0.32 | 1.8±0.24 | 2.0±0.33 | |
| | 1.6±0.14 | 1.7±0.16 | 1.6±0.18 | |
| 15 | 0.4±0.08 | 0.4±0.06 | 0.31±0.11 | » » |
| | 2.6±0.54 | 2.6±0.44 | 2.0±0.52 | |
| | 2.4±0.26 | 2.3±0.35 | 2.0±0.26 | |
| 20 | 0.6±0.08 | 0.54±0.16 | 0.45±0.16 | » » |
| | 3.2±0.45 | 2.8±0.52 | 2.25±0.53 | |
| | 3.1±0.32 | 2.7±0.22 | 2.4±0.19 | |
| 25 | 0.4±0.04 | 0.45±0.06 | 0.18±0.02 | » » |
| | 2.2±0.21 | 2.3±0.34 | 1.0±0.17 | |
| | 1.9±0.16 | 2.0±0.20 | 1.0±0.18 | |
| 27 | 0.34±0.03 | 0.31±0.06 | — | » » |
| | 1.7±0.23 | 1.6±0.28 | — | |
| | 1.1±0.21 | 1.0±0.18 | | |
| 30 | Нет | Нет | — | — |

двух измерениях: 14.1 и 11.4 мг$O_2$/г сухого веса в час. После выдерживания водоросли в течение 1 часа при этой температуре фотосинтез уже прекращался.

Летом, в июле—августе, заметно было общее снижение интенсивности фотосинтеза ламинарии при всех температурах по сравнению с результатами, полученными в январе и апреле—мае (в пересчете на сырой и сухой вес). В пересчете на площадь такое снижение фотосинтеза не наблюдалось. Подробно об этом было сказано нами ранее (Гринталь, 1973). Это явление можно объяснить, с одной стороны, прекращением роста водоросли и подготовкой ее к спороношению и, с другой стороны, отсутствием нитритов и нитратов в летний сезон (Черновская, 1956, 1957).

В сентябре—октябре почти все экземпляры *L. saccharina*, использованные нами в опытах, на середине таллома были покрыты крупными темно-бурыми пятнами с обеих сторон пластины (сорусы со спорами).

Устойчивый фотосинтез на протяжении 6 часов экспозиции ламинарий наблюдался летом при температурах 0, 5, 10, 15, 20 и 25°. При 25° наблюдалось снижение интенсивности фотосинтеза уже при 2-часовой экспозиции. Кривая фотосинтеза при 25° проходит ниже кривой при 20°. Измерения фотосинтеза при 27° показали, что скорость ассимиляции у растений, взятых в опыт непосредственно из моря и в конце часовой адаптации, составляла 2.6 мг$O_2$/г сухого веса в час. При более длительном периоде выдерживания растений при этой температуре фотосинтез прекращался. При 30° в это время года фотосинтеза не было даже у растений, взятых в опыт непосредственно из моря.

Осенью, в октябре, общий уровень скорости ассимиляции ламинарии при всех температурах был ниже (в пересчете на сырой и сухой вес), чем в январе и мае. При температурах 0, 5, 10, 15 и 20° наблюдался ровный ход ассимиляции на протяжении 6 часов экспозиции растений. При температуре 25° уже при 2-часовой адаптации наблюдается снижение фотосинтеза, но он не падает до нуля. При 27° фотосинтез прекращался после часовой адаптации, а при 30° вообще не наблюдался.

Из полученных данных видно, что адаптация фотосинтеза ламинарии в различные сезоны года к различным температурам в различные интервалы времени не всегда одинакова, она бывает различна даже при одной и той же температуре. При сравнении временны́х кривых температурной адаптации фотосинтеза ламинарии в интервале температур от 0 до 20° скорость ассимиляции на протяжении 4—6 часов адаптации почти не изменялась во все сезоны года и температуры от 0 до 20° мы считаем нормальными для фотосинтеза ламинарии, близкими к естественным. При температуре 25° длительное выдерживание растений (более 1—2 часов) приводит к снижению интенсивности фотосинтеза летом и осенью. Поэтому температуры от 25 до 30° мы считаем экстремальными для *L. saccharina*. В январе и апреле—мае снижение скорости фотосинтеза при 25° было незначительным.

Полученные нами экспериментальные данные свидетельствуют о высокой чувствительности ассимиляционного аппарата ламинарии к высокой температуре. Обычно сублиторальные водоросли более чувствительны к крайним низким и крайним высоким температурам, чем литоральные (Biebl, 1939; Montfort и др., 1955, 1957; Тиховская, 1960; Фельдман и др., 1963), и характер изменения температурной устойчивости фотосинтеза макрофитов зависит от их экологического типа.

Исследователи (Parker, 1960; Фельдман и др., 1963) наблюдали сезонные изменения температурной устойчивости фотосинтеза у морских растений и отмечали повышение у них зимой холодоустойчивости. Так, например, холодоустойчивость литоральной водоросли фукуса выше зимой, а теплоустойчивость выше летом. В нашу задачу не входило изучение холодоустойчивости и теплоустойчивости макрофитов. Поэтому мы не будем подробно останавливаться на этом вопросе. Отметим только, что опыты Монфора с сотрудниками (1957) не выявили сезонных изменений теплоустойчивости фотосинтеза у исследованных сублиторальных водо-

рослей. Возможно, это было связано с тем, что авторы определяли устойчивость фотосинтеза водорослей после их длительного культивирования (в течение 3 месяцев).

В наших опытах в августе, несмотря на довольно высокую температуру воды в море, и, по-видимому, в связи с замедлением роста пластины ламинарии, наблюдалась очень низкая интенсивность ассимиляции (максимальная скорость фотосинтеза при 20° составляла всего 0.7 мг$O_2$/г сырого веса в час или 3.8 мг$O_2$/г сухого веса в час и 2.2 мг$O_2$/гм$^2$ в час). Возможно также, что одной из причин снижения ассимиляции ламинарии в августе является уменьшение питательных солей в верхних слоях воды.

Содержание биогенов в прибрежной зоне моря изменяется в зависимости от сезона года (Черновская, 1956.) Так, например, максимальное количество нитратов и фосфатов наблюдается в зимние месяцы (Черновская, 1956; Кондрацова, 1958). В весенне-летнее время содержание фосфатов уменьшается, а нитраты исчезают совсем в результате активного потребления их водорослями. Осенью содержание питательных солей в верхних слоях воды повышается снова за счет распада органического вещества и перемешивания верхних истощенных слоев с нижними богатыми (Черновская, 1957).

В результате наших опытов, в октябре, при пересчете на сырой и сухой вес, также наблюдалась низкая ассимиляция, почти такая же, как в августе — 0.61 мг$O_2$/г сырого веса в час или 3.2 мг$O_2$/г сухого веса в час. Но при пересчете на единицу площади отмечается значительный скачок фотосинтеза — 3.2 мг$O_2$/дм$^2$ в час. Мы объясняем это утолщением пластины ламинарии и в связи с этим увеличением веса единицы площади таллома.

Кратковременное действие температуры 30° в репродуктивную фазу ламинарии (август—октябрь) вызвало прекращение фотосинтеза при этой температуре, в то время как в январе и мае он наблюдался, хотя ассимиляция ламинарии при 30° была кратковременной — 30 минут. Заметная величина интенсивности фотосинтеза отмечалась в августе при 27°— 0.4 мг$O_2$/г сырого веса в час (или 2.6 мг$O_2$/г сухого веса в час и 1.4 мг$O_2$/дм$^2$ в час). Однако при 60-минутной адаптации при этой температуре фотосинтез прекращался.

Ряд исследователей отмечал влияние продолжительности температурного воздействия на температурную устойчивость фотосинтеза морских растений (Lampe, 1935; Montfort, 1935; Montfort и др., 1957; Тиховская, 1960). Монфор (1935) пришел к выводу, что без знания временных фаз температурного режима и сезонных перестроек трудно решить вопрос относительно температурного оптимума фотосинтеза у растения. Позднее, изучая степень устойчивости морских растений к нагреванию, Монфор с сотрудниками (Montfort и др., 1955, 1957) пришли к заключению, что для большинства морских водорослей температура 30—35° является верхним температурным пределом для фотосинтеза.

## ЛИТЕРАТУРА

Б а р а ш к о в Г. К., А. В. В а х р а ш и н а. (1964). Обрастание плота морской капустой в губе Дальне-Зеленецкой Баренцева моря. Бот. ж., 49, 11. — Г р и н т а л ь А. Р. (1973). Влияние температуры на интенсивность фотосинтеза *Laminaria saccharina* (L.) Lam. Бот. ж., 58, 9. — К и р е е в а М. В., Т. Ф. Щ а п о в а. (1940). Темп роста, возраст и спороношение *Laminaria saccharina* и *Laminaria digitata* Кольского залива. Тр. ВНИРО, 7. — К о н д р а ц о в а О. Ф. (1958). Термика и соленость прибрежных вод Восточного Мурмана. В кн.: Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана. — К у з н е ц о в В. В. (1960). Белое море и биологические особенности его флоры и фауны.— Т и х о в с к а я З. П. (1960). Последействие температуры на фотосинтез, дыхание и продуктивность *Fucus vesiculosus* L. в Баренцевом море. Бот. ж., 45, 8. — Ч е р н о в с к а я Е. Н. (1957). Гидрологические и гидрохимические условия на литорали Восточного Мурмана и Белого моря. — Ч е р н о в с к а я Е. Н. (1957). О гидрохимических особенностях прибрежной зоны Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., 3. — Ф е л ь д м а н Н. Л., И. Г. З а в а д с к а я, М. И. Л ю т о в а. (1963). Исследование температурной устойчивости некоторых морских водорослей в природных условиях и в эксперименте. Ци-

тология, 5, 2. — B i e b l R. (1939). Über Temperaturresistenz von Meeresalgen verschiedener Klimazonen und verschieden tiefer Standorte. Jahrb. Wissensch. Bot., 88. — L a m p e H. (1935). Die Temperatureinstellung des Stoffgewinns bei Meeresalgen als plasmatische Anpassung. Protoplasma, 23. — M o n t f o r t C. (1935). Zeitphasen der Temperatureinstellung und jahreszeitliche Umstellungen bei Meeresalgen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 53. — M o n t f o r t C., A. R i e d, I. R i e d. (1955). Die Wirkung kurzfristiger warmer Bäder auf Atmung und Photosynthese im Vergleich von eurythermen und kaltstenothermen Meeresalgen. Beitr. Biol. Pflanzen, 31. — M o n t f o r t C., A. R i e d, R i e d. (1957). Abstufungen der funktionellen Wärmeresistenz bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zur Umwelt und Erbgut. Biol. Zblt., 76. — P a r k e r J. (1960). Seasonal changes in cold-hardiness of *Fucus vesiculosus*. Biol. Bull. Woods Hole, 119.

Мурманский
морской биологический институт
Академии наук СССР,
Дальние Зеленцы.

Получено 15 VII 1974.

---

*УДК 581.8 : 581.43 : 582.734*

**Т. А. Федотова**

# ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ КОРНЕЙ *POTENTILLA ALBA* L.

T. A. F E D O T O V A. AGE-DEPENDENT CHANGES OF ROOT ANATOMICAL STRUCTURE IN *POTENTILLA ALBA* L.

Лапчатка белая *Potentilla alba* L. — травянистое многолетнее розеточное зимне-зеленое растение с моноподиально нарастающим длинным, слабо ветвящимся эпигеогенным корневищем, несущим многочисленные придаточные корни, с боковыми моноциклическими генеративными побегами. Корневище лапчатки живет более 20 лет; по нашим наблюдениям, долго сохраняется главный корень и ежегодно образуются новые придаточные корни; эти корни могут быть весьма различны у растений разных видов по своей морфологии, анатомическому строению и длительности жизни.

Особенности анатомической структуры корней травянистых растений описаны в работах Е. А. Кондратьевой-Мельвиль (1957), А. М. Быловой (1958), И. С. Михайловской (1960, 1961, 1965, 1968а, б, в, 1972), Н. С. Воронина (1964) и других исследователей, но эта сторона вопроса изучена все еще недостаточно. Кистекорневые растения, к которым по типу корневой системы относится лапчатка белая, исследовались рядом авторов с морфологической точки зрения (Высоцкий, 1915; Казакевич, 1922; Серебряков, 1952, 1959, 1962; Голубев, 1958, 1962, 1965; Гуленкова и Нехлюдова, 1971, и др.).

Задачей настоящей работы явилось изучение внутренней структуры разных корней *P. alba* в онтогенезе этого многолетнего растения, возраст которого, видимо, превышает 50 лет.

Материал собирался в Тульской области, близ пос. Поленово, на правом берегу р. Оки в сильно разреженном сосново-липовом лесу, т. е. в типичных для этого растения природных условиях произрастания.

Для изучения анатомической структуры изготавливались серии последовательных срезов от руки через главный и придаточные корни проростка и разновозрастных особей лапчатки. Исследование начиналось с наиболее молодой апикальной (верхушечной) части корня и заканчивалось его базальной частью. Кроме того, изготавливались поперечные срезы корневища непосредственно около придаточного корня с целью определения места и времени заложения последнего. Полученные срезы обрабатывались флороглюцином с соляной кислотой, реактивом Люголя и заключались в глицерин-желатину. С постоянных препаратов делались

схемы и подробные гистологические рисунки при помощи рисовального аппарата РА-4.

Проростки *P. alba* получались проращиванием семян в чашках Петри в лабораторных условиях. Молодые однолетние растения были найдены в природе. Прорастание семян надземное. На 4-й день семенная кожура лопалась и появлялся зародышевый корешок. На 6-й день несколько вытягивался гипокотиль. В это время семядоли, имеющие овально-округлую форму, начинали постепенно освобождаться от семенной кожуры и, быстро зеленея, расходились горизонтально (рис. 1, *I*).

Вскоре после образования семядольных листьев в рост трогается почечка, образуя ортотропный укороченный побег с 3—6 листьями (рис. 2, *II*). На следующий год, а иногда и на первом году жизни, гипокотиль ювенильного растения полегает на землю. Одновременно в семядольном узле формируются первые придаточные корни (рис. 2, *II*, *III*). Верхушечная часть моноподиально нарастающей стелющейся оси каждый год образует новый короткий годичный прирост с розеткой листьев и пазушными почками.

На следующий год на нем формируются придаточные корни. Длина годичного прироста варьирует от 1 до 2 см. Постепенно вся ось розеточного побега втягивается в почву, засыпается опадом листьев и далее функционирует под землей. Корневище *P. alba* является типично эпигеогенным (Серебряков и Серебрякова, 1965). Розеточный побег взрослого генеративного растения в течение года образует 5—9 пальчатосложных листьев.

Корневая система лапчатки белой представлена корнями разного строения.

Зародышевый корень проростка *P. alba* (рис. 1, *I*) светлого цвета, 0.8—1.0 см дл., боковых корней на стадии семядольных листьев нет. Как видно на поперечном срезе, снаружи корень покрыт клетками однослойного эпидермиса. Первичная кора представлена 5—7 рядами однородных изодиаметрических клеток. Четко выражены эндодерма с едва заметными пятнами Каспари и слой перицикла. Центральный цилиндр диархного типа. С развитием первых настоящих листьев у ювенильного растения на его главном корне образуются боковые корни (рис. 2, *II*).

В ходе онтогенеза растения главный корень сильно утолщается (рис. 1, *II*). Морфологически выделяется его нарастающая апикальная тонкая часть и срединная — утолщенная. Базальная часть переходит в гипокотиль. Внутренняя структура корня неоднородна в его верхушечной, срединной и базальной частях.

На поперечном срезе верхушечной наиболее тонкой (менее 1.5 мм в диам.) части главного корня четырехлетнего растения (рис. 1, *II*, *а*) видно, что основной тканью корня является вторичная ксилема, площадь которой преобладает над площадью вторичной флоэмы. Первичная ксилема и годичные слои почти неразличимы, как и сердцевинные лучи. Поверхность корня покрыта перидермой. Его рост в длину закончен.

В утолщенной широкой срединной части главного корня (рис. 1, *II*, *б*) хорошо заметна диархная первичная ксилема, перпендикулярно ей располагается вторичная ксилема. Вторичная флоэма расположена над участками вторичной ксилемы, между ними отчетливо выражена камбиальная зона. В этой части главного корня хорошо видны годичные приросты древесины, которые различаются благодаря древесинной паренхиме. Число годичных колец соответствует возрасту главного корня.

Обращают на себя внимание 2 широких первичных луча, состоящих из паренхимной ткани. Клетки первичных лучей довольно крупные. Они выполняют запасающую функцию, образуя крахмал.

В базальной части (рис. 1, *II*, *в*), переходящей непосредственно в гипокотиль, во вторичной ксилеме, выделяются новые радиальные лучи.

Главный корень лапчатки белой сохраняется до 8 и более лет. Процесс отмирания происходит постепенно: первой отмирает апикальная часть, потом срединная и базальная части.

**Рис. 1. Строение главного корня *Potentilla alba*.**

*I* — поперечный срез главного корня проростка (×600): *эп* — эпидермис; *кв* — корневой волосок; *пк* — первичная кора; *энд* — эндодерма; *пц* — перицикл; *пкс* — первичная ксилема; *пфл* — первичная флоэма. *II* — анатомическое строение главного корня четырехлетнего растения: *а* — срез корня в верхушечной части; *б* — срез корня в срединной части; *в* — срез корня в базальной части (схемы срезов увеличены в 10 раз); *др* — древесина; *л* — луб; *пд* — перидерма; *кз* — камбиальная зона, *пл* — первичный луч; *рл* — радиальный луч.

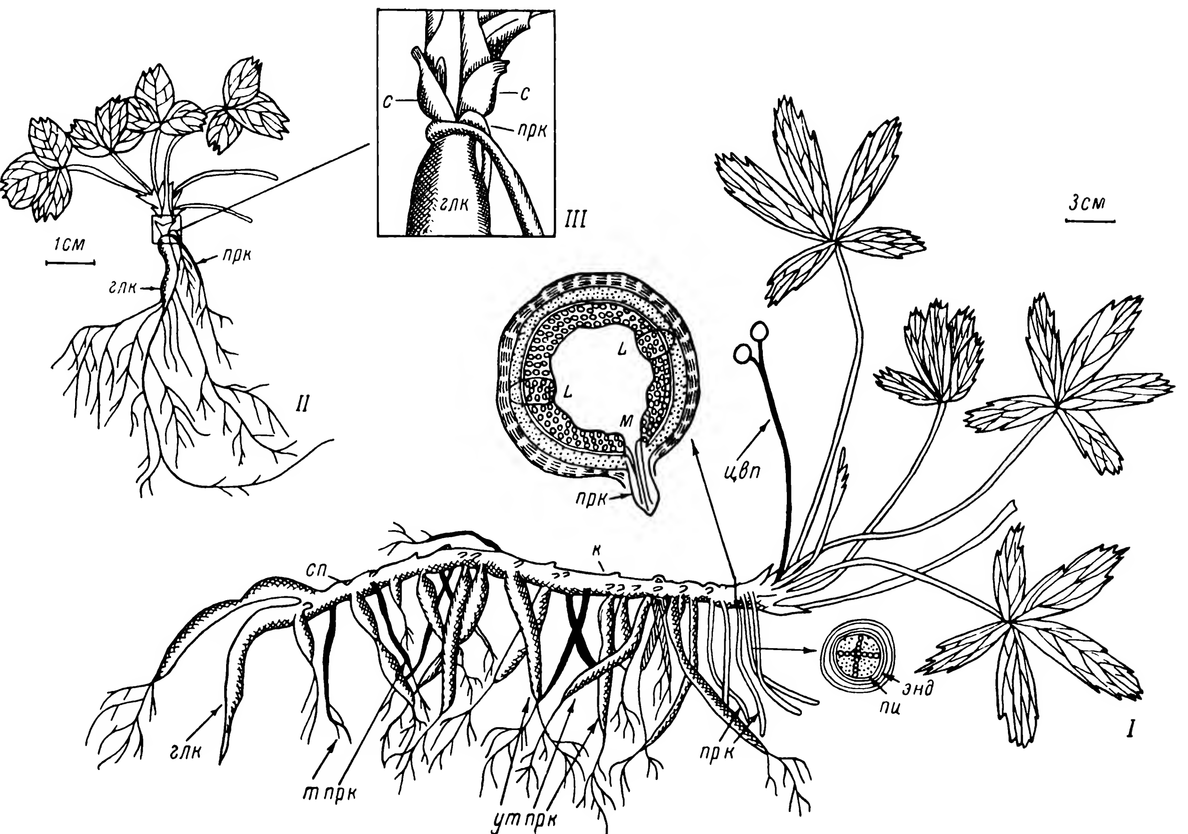



**Рис. 2. Корневые системы ювенильной однолетней и генеративной восьмилетней особей *Potentilla alba*.**

*глк* — главный корень; *прк* — придаточные корни. *I* — генеративная восьмилетняя особь (уменьш. 3): *цвп* — цветоносный побег; *к* — корневище; *сп* — спящие почки; *тпрк* — тонкие придаточные корни; *утпрк* — утолщенные придаточные корни. *M* — медианный пучок листового следа; *L* — латеральные пучки листового следа (схемы срезов ×10). *II* — ювенильная однолетняя особь; *III* — семядольный узел ювенильного растения, с — основания семядолей (×10). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

В процессе нарастания эпигеогенного корневища система главного корня лапчатки заменяется системой многочисленных придаточных корней. Придаточные корни впервые появляются на приростах второго года жизни молодого корневища, число их в этом возрасте может варьировать от 4 до 7.

Заложение корней изучалось на серии последовательных поперечных срезов корневища; оказалось, что придаточные корни образуются в узлах корневища в связи с развитием пазушных почек, формируются они эндогенно. Проводящие ткани придаточных корней связаны с проводящими элементами почки. На поверхность корневища корни выходят через медианную или, что бывает редко, через латеральные лакуны листового следа.

Заложение и образование придаточных корней происходит осенью, в октябре месяце. Молодые корни тонкие, 1.0—1.5 мм в диам., в зависимости от возраста длина их колеблется в среднем от 3 до 5 см.

Анатомическая структура молодого придаточного корня, зафиксированного сразу же после образования, однородна по всей длине (рис. 2, *I*). От первичной структуры главного корня придаточный отличается триархным или тетрархным строением. В перицикле, против луча первичной ксилемы, закладываются боковые корни; рано образуется камбий.

На корневище *P. alba* развиваются придаточные корни двух типов: тонкие и утолщенные (рис. 2, *I*). Возникновение тонких и утолщенных корней носит закономерный характер. Как правило, утолщенные придаточные корни связаны с пазушными вегетативными почками листьев весенней генерации, тонкие корни — с генеративными почками листьев осенней генерации.

По форме и размерам утолщенные корни сильно варьируют. На корневище можно встретить утолщенные корни, ветвящиеся в срединной и тонкой частях, со всевозможными перехватами, чередованиями тонких и утолщенных участков по всей длине корня, а также «редьковидные» корни. Длина сформированных корней от 5—6 до 14—17 см, диаметр утолщенной части — от 3 до 8 мм, толщина их зависит от возраста. Обычно более толстые корни формируются раньше и расположены на более старых участках корневища. В. Н. Голубев (1957) называет их корневыми клубнями. Морфологически, как и в главном корне, по всей длине утолщенного корня можно выделить 3 отличные друг от друга части: базальную, срединную и апикальную (рис. 2, *I*).

Базальная часть утолщенного придаточного корня узкая — 2—3 мм в диам. и короткая — 1.5—2.0 мм дл. Срединная часть утолщенная, цилиндрическая, сильно отличается по своей толщине от других частей корня. У самых мощных корней утолщенная часть в диаметре составляет 6—8 мм. В этой части мало боковых ответвлений. Верхушечная нарастающая тонкая часть — 1.0—1.5 мм. в диам., длина ее от 2 до 12 см. Основная масса боковых разветвлений образуется в верхушечной части.

Анатомическая структура утолщенного придаточного корня на поперечных срезах так же, как и у главного корня, неоднородна в разных его участках. В верхушечной части (рис. 3, *I*, *а*) наибольшую площадь среза занимает древесина, а наименьшую — луб.

При переходе в срединную утолщенную часть (рис. 3, *I*, *б*) площадь паренхимной ткани луба, древесины корня, особенно первичных лучей, увеличивается, в древесине можно различить радиальные лучи. Увеличение объема этой части корня происходит за счет интенсивного разрастания паренхимы первичных и радиальных лучей, а также терминальной древесины корня. Площадь древесины относительно мала по сравнению с паренхимой первичных лучей, годичные приросты различаются с трудом. При обработке срезов раствором Люголя обнаруживается, что все клетки паренхимы заполнены крахмалом.

Структура базальной части (рис. 3, *I*, *в*) сходна с его верхушечной частью. В отличие от других частей корня в древесине хорошо видны годичные кольца. У просмотренных корней первичная ксилема три-,

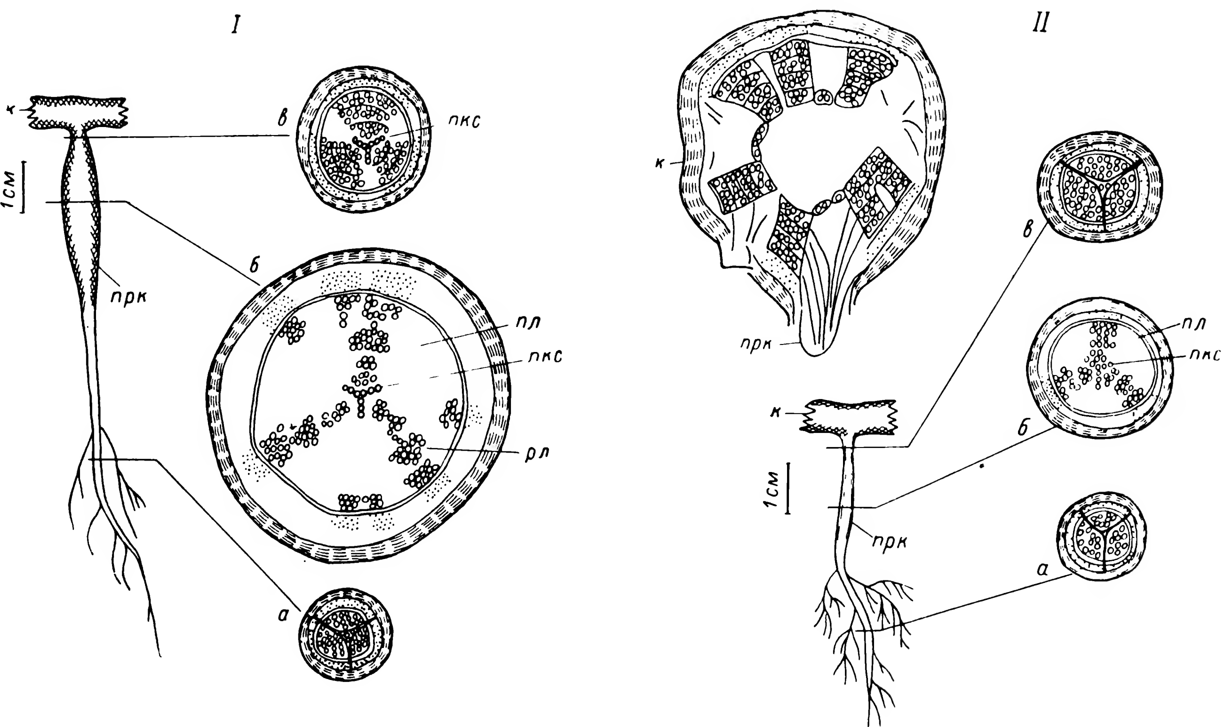



**Рис. 3. Анатомическая структура придаточных корней *Potentilla alba*.**

*I* — утолщенные корни; *II* — тонкие корни (схемы срезов ×10). Обозначения те же, что и на **рис. 1 и** 2.

тетра- и пентархной структуры. Снаружи корни покрыты перидермой темного цвета.

Старые утолщенные придаточные корни, судя по количеству годичных колец древесины, живут более 10 лет. Отмирание стареющих придаточных корней, как и главного корня, начинается с верхушечной части, распространяется на срединную и базальную, и видимо, влияет на процесс разрушения корневища. Последний обычно начинается в узлах; в паренхиме отмирающей части корня долго сохраняется крахмал.

Тонкие многолетние корни (рис. 3, *II*) имеют большое число боковых корней. Диаметр этих корней в поперечном сечении составляет 1.0—3.0 мм, длина — та же, что и у утолщенных корней. Такие придаточные корни отличаются от утолщенных значительно меньшим диаметром в срединной части. Однако в тонких корнях также имеется камбий и образуются запасающие ткани, но значительно слабее развитые. Отмирают они раньше, чем утолщенные корни, поэтому отсутствуют на старых участках корневища.

В результате анатомического исследования выяснилось, что все корни *P. alba* имеют общий план строения и функционируют от 8 до 10 и более лет. Существенным отличием тонких корней является их большая разветвленность, что говорит о функции интенсивного всасывания.

## Выводы

1. Корневая система лапчатки белой представлена главным корнем и системой придаточных корней корневища, которые появляются на второй год его жизни. Главный корень существует не менее 6—8 лет, выполняя всасывающую и запасающую функции.

2. Придаточные корни возникают в узлах корневища в связи с развитием пазушных почек. Проводящая система корней, почек, листьев и материнской оси тесно объединены.

3. Придаточные корни лапчатки белой двух типов — утолщенные с запасом питательных веществ и тонкие — всасывающие. Утолщенные корни приурочены к почкам, возникающим в пазухах весенних листьев; тонкие — к почкам, формирующимся в пазухах осенних листьев.

4. Продолжительность жизни запасающих корней, обладающих камбием, в среднем достигает 10 лет; тонкие корни обычно отмирают на 7—8-й год после своего образования.

5. Анатомически все придаточные корни характеризуются общим планом вторичного строения, но отличаются неодинаковым развитием и дифференцировкой запасающих тканей. Эта дифференцировка бывает тесно связана с деятельностью листа, который влияет на развитие почки и придаточного корня.

6. Постоянное новообразование придаточных корней в связи с нарастанием корневища способствует долголетию лапчатки белой, возраст которой, возможно, превышает 50 лет.

В заключение хочу выразить сердечную благодарность моему научному руководителю, доценту кафедры ботаники МГПИ им. В. И. Ленина И. С. Михайловской за постоянную помощь при выполнении работы.

## ЛИТЕРАТУРА

Былова А. М. (1958). О корневой системе *Mulgedium tataricum* DC. Бот. ж., 43, 4. — Воронин Н. С. (1964). Эволюция первичных структур в корнях растений. Уч. зап. Калужск. гос. пед. инст., 3. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикл. бот., 5. — Голубев В. Н. (1957). Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений. Бот. ж., 42, 7. — Голубев В. Н. (1958). О короткокорневищных растениях. Бюлл. МОИП, отд. биол., 43, 3. — Голубев В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Тр. Центр.-черноземн. гос. заповедн., 7. — Голубев В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепей. — Гуленкова М. А. и А. С. Нехлюдова. (1971). Побегообразование и структура корне-

вища у некоторых кистекорневых растений. Уч. зап. Моск. гос. заочн. пед. инст., 29. — Казакевич Л. И. (1922). Материалы к биологии растений юго-востока России. Изв. Саратовск. обл. с.-х. оп. ст., 3, 2—3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1957). Образование корневых отпрысков у некоторых травянистых двудольных. Вестн. ЛГУ, 3,1. — Михайловская И. С. (1960). Возрастные анатомические структуры стержневых корней некоторых видов *Leguminosae*. Бот. ж., 45, 6. — Михайловская И. С. (1961). Формирование внутренних структур у травянистых бобовых растений. В сб.: Морфогенез растений, 1. — Михайловская И. С. (1965). Изменение анатомической структуры корней некоторых злаков в связи с их старением. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 3. — Михайловская И. С. (1968а). О придаточных корнях на корнях травянистых многолетних бобовых. Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Уч. зап. Пермск. гос. пед. инст. — Михайловская И. С. (1968б). Разнообразие корней стержнекорневых бобовых и их анатомическая структура. Научн. докл. высш. шк., биол. науки, 12. — Михайловская И. С. (1968в). О некоторых формах корней травянистых растений. Научн. докл. высш. шк., биол. науки, 6. — Михайловская И. С. (1972). Возрастные анатомо-морфологические изменения подземных органов желтой люцерны *Medicago falcata* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1. — Михайловская И. С. и В. Л. Тихонова. (1971). К определению возраста лапчатки прямостоячей *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. Научн. докл. высш. шк., биол. науки, 7. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Серебряков И. Г. (1959). Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. Вопросы биологии растений. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. С, 15. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. — Серебряков И. Г. и Т. И. Серебрякова. (1965). О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 2. — Флора СССР. (1941). 10. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Wolf Th. (1908). Monographien der Gattung *Potentilla*. Bibl. Bot., 16, 71.

Московский государственный педагогический институт им. В. И. Ленина.

Получено 12 VIII 1974.

---

УДК 581.84+581.4 : 581.45 : 582.635.3

**Д. М. Залесский, А. Е. Соколова**

# АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *FICUS* СЕКЦИИ *RHIZOCLADUS* ENDL.

D. M. ZALESSKY, A. E. SOKOLOVA.
ANATOMO-MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF LEAVES OF SOME *FICUS* SPECIES OF THE SECTION *RHIZOCLADUS* ENDL.

Исследованы морфология и анатомия культивируемых в ботанических садах Советского Союза пяти видов *Ficus*. Данные морфологии и сравнительной анатомии позволяют выявить ряд признаков, по которым взрослые листья этих видов хорошо различаются между собой. Рассмотрено также строение листьев устойчивой ювенильной стадии у трех из этих видов. Ювенильные листья хорошо отличаются от взрослых по структуре листа, а также по наличию гидатод на верхней эпидерме.

Род *Ficus* L. является одним из наиболее обширных среди растений тропической и субтропической флоры. Род подразделяют на 4 подрода, филогенез которых достаточно не изучен, хотя несомненной является связь рода в целом с историей формирования влажнотропических лесов. Обилие видов (свыше 1000), наличие среди них очень сходных, а также часто наблюдающаяся гетерофиллия, затрудняют их разграничение. Последняя монографическая обработка этого рода, предпринятая Корнером (Corner, 1965), основана главным образом на морфологических признаках репродуктивных органов. В ботанических садах Советского Союза обычно не все виды цветут, поэтому определение их представляет значительные затруднения; внутри такого большого рода определение видов по анатомо-морфологическим признакам вегетативных органов имеет, по нашему мнению, большое значение.

Некоторые авторы (Renner, 1907; Grambast, 1954), изучавшие строение листьев *Ficus*, отмечают, что в определенных случаях по анатомическим признакам можно определить вид, а также распределить виды по подсекциям внутри секции.

Целью нашей работы является выявление анатомо-морфологических признаков листьев у пяти видов рода, относящихся к секции *Rhizocladus* Endl., единственных представителей этой секции, культивируемых в ботанических садах нашей страны. Нами были исследованы *Ficus hederacea* Roxb., *F. pumila* L. и *F. sarmentosa* B. Ham. и их устойчивая ювенильная стадия, описанная Д. М. Залесским (1965), а также *F. villosa* Blum. и *F. sagittata* Vahl. Все исследованные растения были взяты из оранжерей Ботанического сада ЛГУ. Взрослые листья *F. sarmentosa* получены из Главного ботанического сада АН СССР (Москва).

Работа велась с живым материалом. Срезы делались от руки. Препараты эпидермы приготавливались с помощью мацерации. Устьица у взрослых листьев *F. hederacea*, *F. pumila* и *F. sarmentosa* находятся в углублениях между жилками, поэтому удалось получить лишь очень маленькие кусочки эпидермы с ними. Для подсчета устьиц у этих видов просветлялись участки листа. Длина мелких жилок определялась курвиметром по рисункам, ширина определялась по препаратам листа. Группы с устьицами подсчитывались по методике Кунда и Гупта (Kundu, Gupta, 1964). Описание эпидермы проводилось с использованием терминологии, предложенной С. Ф. Захаревичем (1954).

Секция *Rhizocladus* по Корнеру (1965) представлена 57 видами, распространенными в тропической части Юго-Восточной Азии, на островах Новые Гебриды и в юго-восточной Австралии. Почти все ее представители являются обитателями горных лесов с каменистым субстратом. Это в основном лианы и плетистые кустарники с двурядным расположением листьев. При помощи придаточных корней, образующихся на стеблях, они укореняются в земле или прикрепляются к различным вертикальным опорам.

Исследованные нами пять видов этой секции можно подразделить на две группы.

I. *F. hederacea*, *F. pumila*, *F. sarmentosa*, имеющие устойчивую ювенильную стадию.

II. *F. sagittata* и *F. villosa*, у которых устойчивой ювенильной стадии не наблюдается.

## I группа видов

Листья взрослой стадии *F. hederacea*, *F. sarmentosa* и *F. pumila* хорошо различаются морфологически (табл. 1), но по анатомическому строению они очень сходны (рис. 1). Ткани у всех трех видов плотные; мезофилл состоит из двух-трех слоев типичной палисадной ткани и двух-трех слоев клеток изодиаметрической формы с нижней стороны листа. Жилкование густое (табл. 2). Стенки клеток обкладки пучков утолщены. Тяжи клеток, сходные с клетками обкладки, тянутся у мелких жилок до верхней эпидермы (рис. 1, *4б*, *5б*) и до нижней эпидермы у крупных жилок (*3б*). По терминологии М. С. Гзырян (1959), эти тяжи называются секущими листа.

Верхняя эпидерма изученных видов многослойная, слагается обычно двумя - тремя слоями клеток, образуется в результате периклинальных делений протодермы (Linsbauer, 1930; Эсау, 1969). Наружный слой эпидермы очень мелкоклетный (1500—4500 эпидермальных клеток на 1 мм$^2$) и покрыт тонкой кутикулой. Очертания эпидермальных клеток у *F. pumila* прямолинейные, у остальных видов они переходные от прямолинейно-округлых к прямолинейным. Форма клеток многоугольная. Устьичный аппарат аномоцитного типа. Устьица собраны в группы в углублениях между жилками на нижней эпидерме. Эпидермальные клетки образуют папиллярные выросты. Волоски у всех трех видов одинаковые: простые одно- и многоклеточные и железистые с головкой из четырех клеток.

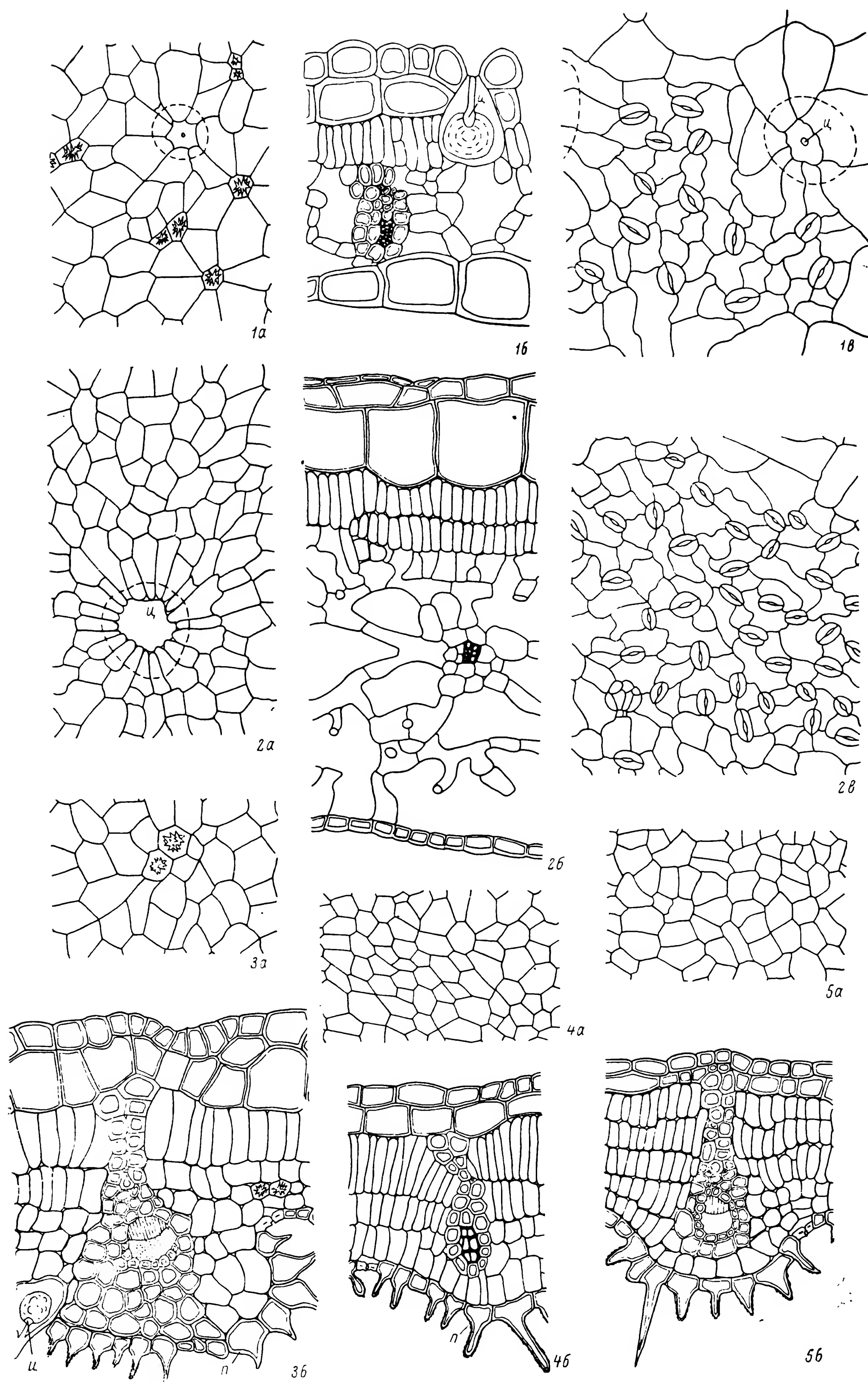



**Рис. 1.** Строение листьев взрослых растений некоторых видов рода *Ficus* L. секции *Rhizocladus* Endl.

*1* — *F. villosa*; *2* — *F. sagittata*; *3* — *F. hederacea*; *4* — *F. pumila*; *5* — *F. sarmentosa*.
Обозначения к рис. 1 и 2: *а* — верхняя эпидерма; *б* — поперечный срез листа; *в* — нижняя эпидерма; *л* — литоцист; *ц* — цитолист; *п* — папилла; *ж* — железистый волосок.

ТАБЛИЦА 1

Морфологические признаки листа некоторых видов *Ficus* L. секции *Rhizocladus* Endl.

| Вид | Стадия развития | Пластинка листа | | | | | | | Черешок | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | форма | верхушка | основание | длина листа, см | ширина листа, см | количество латеральных жилок | наличие гидатод | форма в поперечном сечении | длина, см |
| *F. hederacea* | Взрослые листья | Яйцевидная | Острая | Округлое, почти усеченное, неравнобокое | 5.0—10.0 | 3.7—6.3 | 4—6 | — | Округлая | 0.7—1.4 |
| | Ювенильные устойчивые | Широкояйцевидная | » | Слегка сердцевидное, неравнобокое | 0.7—1.5 | 0.5—1.2 | 3—4 | Есть | » | 0.1—0.2 |
| *F. pumila* | Взрослые листья | Овальная | Тупая | Слегка выемчатое, неравнобокое | 7—10.0 | 3.5—5.0 | 4—6 | — | » | 1.1—1.5 |
| | Ювенильные устойчивые | Широкоовальная | » | То же | 2.0—4.0 | 1.5—2.5 | 3—4 | Есть | » | 0.4—0.6 |
| *F. sarmentosa* | Взрослые листья | Обратнояйцевидная | Острая | Округлое, почти клиновидное | 5.0—6.0 | 2.5—3.0 | 6—8 | — | » | 0.8—1.2 |
| | Ювенильные устойчивые | То же | » | Слегка выемчатое, неравнобокое | 1.0—1.8 | 0.6—0.8 | 3—4 | Есть | » | 0.1—0.4 |
| *F. sagittata* | Взрослые листья | Овальная | Заостренная с оттянутым кончиком | Клиновидно-суженное | 8—13 | 5.5—7.5 | 4—5 | — | Канальчатая | 0.5—2.5 |
| | Ювенильные неустойчивые | Ланцетная | Заостренная | Выемчатое или притупленное | 4—6 | 1.5—2 | 4—6 | Есть | Канальчатая | 0.5—1. |
| *F. villosa* | Взрослые листья | Яйцевидная | » | Слегка сердцевидное | 4—18 | 2.3—6.5 | 6 | — | Округлая | 1—1.5 |

ТАБЛИЦА 2

Количественные показатели строения листа видов *Ficus* секции *Rhizocladus* Endl.

| Вид | Стадия развития | Верхняя эпидерма | | | Нижняя эпидерма | | | | | Мезофилл | | | Жилки | | | Толщина пластинки, мм |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | количество слоев | высота эпидермального слоя, мм | число эпидермальных клеток на 1 мм² | число слоев | высота эпидермального слоя, мм | число устьиц на 1 мм² | число групп с устьицами на 1 мм² | размеры устьиц, мм | толщина мезофилла листа, мм | число слоев в палисадной ткани | число слоев в губчатой ткани | ширина мелких жилок, мм | длина мелких жилок, мм | площадь жилок по отношению к площади листа | |
| *F. hederacea* | Взрослый лист | 2—3 | 0.050 | 1550 | 1 | 0.0078 | 310 | 23.1 | 0.013×0.013 | 0.0600 | 1 | 2—3 | 0.0341 | 585 | 20 | 0.118 |
| | Ювенильный | 1—2 | 0.035 | 860 | 1 | 0.0011 | 240 | — | 0.017×0.018 | 0.0700 | 1 | 3 | 0.0201 | 469 | 9.17 | 0.106 |
| *F. pumila* | Взрослый лист | 2 | 0.035 | 4520 | 1 | 0.0078 | 330 | 19.2 | 0.013×0.014 | 0.0830 | 2 | 2—4 | 0.0651 | 585 | 36.7 | 0.121 |
| | Ювенильный | 1—2 | 0.038 | 770 | 1 | 0.0011 | 260 | — | 0.014×0.017 | 0.0710 | 1 | 3—4 | 0.022 | 504 | 11.1 | 0.110 |
| *F. sarmentosa* | Взрослый лист | 2—3 | 0.026 | 2570 | 1 | 0.0078 | 310 | 28.8 | 0.013×0.014 | 0.0690 | 2—3 | 2 | 0.061 | 745 | 45.5 | 0.114 |
| | Ювенильный | 1 | 0.037 | 885 | 1 | 0.009 | 210 | — | 0.017×0.021 | 0.040 | 1 | 2—3 | 0.021 | 378 | 8.7 | 0.076 |
| *F. sagittata* | Взрослый лист | 3—2 | 0.071 | 1900 | 1 | 0.0011 | 350 | 8.7 | 0.014×0.017 | 0.2021 | 2 | 8—10 | 0.049 | 442 | 27.1 | 0.274 |
| *F. villosa* | Взрослый лист | 2 | 0.064 | 1600 | 1 | 0.0011 | 140 | 7.7 | 0.015×0.019 | 0.0934 | 2 | 3—6 | 0.025 | 637 | 16.7 | 0.168 |

Цистолиты встречаются на нижней эпидерме в специализированных эпидермальных клетках — литоцистах, которые были описаны рядом авторов (Ajello, 1941; Scott, 1946; Hiltz, 1950, и др.).

В целом эти три вида имеют ряд ксероморфных признаков: плотные ткани, густое жилкование, расположение устьиц в углублениях между жилками.

Наряду с общими чертами в строении листьев этих видов можно отметить и ряд различий. Так, *F. hederacea* отличается от двух других видов более крупными размерами клеток эпидермы, особенно внутреннего слоя, однослойной палисадной тканью, а также меньшей шириной мелких жилок (табл. 2) и наличием кристаллов в клетках верхней эпидермы. *F. pumila* имеет самую толстую пластинку листа и чрезвычайно мелкоклетный первый слой верхней эпидермы (рис. 1, *4*, *б*). От этих двух видов *F. sarmentosa* отличается наибольшей длиной мелких жилок, а также наибольшим числом групп устьиц на 1 мм² (табл. 2).

Помимо листьев взрослой стадии у этих трех видов мы исследовали также и листья устойчивой ювенильной стадии. По морфологическим признакам они очень различны у одного и того же вида, что приводило к ошибкам в определении, поскольку растения, находящиеся на различных стадиях онтогенеза, рассматривались как разные виды.

Листья устойчивой ювенильной стадии *F. hederacea* и *F. pumila* цельнокрайные, у *F. sarmentosa* они крупнозубчатые. Поверхность ювенильного

листа неровная, между жилками слегка выпуклая, все листья значительно мельче, чем у взрослых экземпляров. Морфологически наиболее сходны листья *F. hederacea* и *F. pumila*, хотя листья последнего более крупные

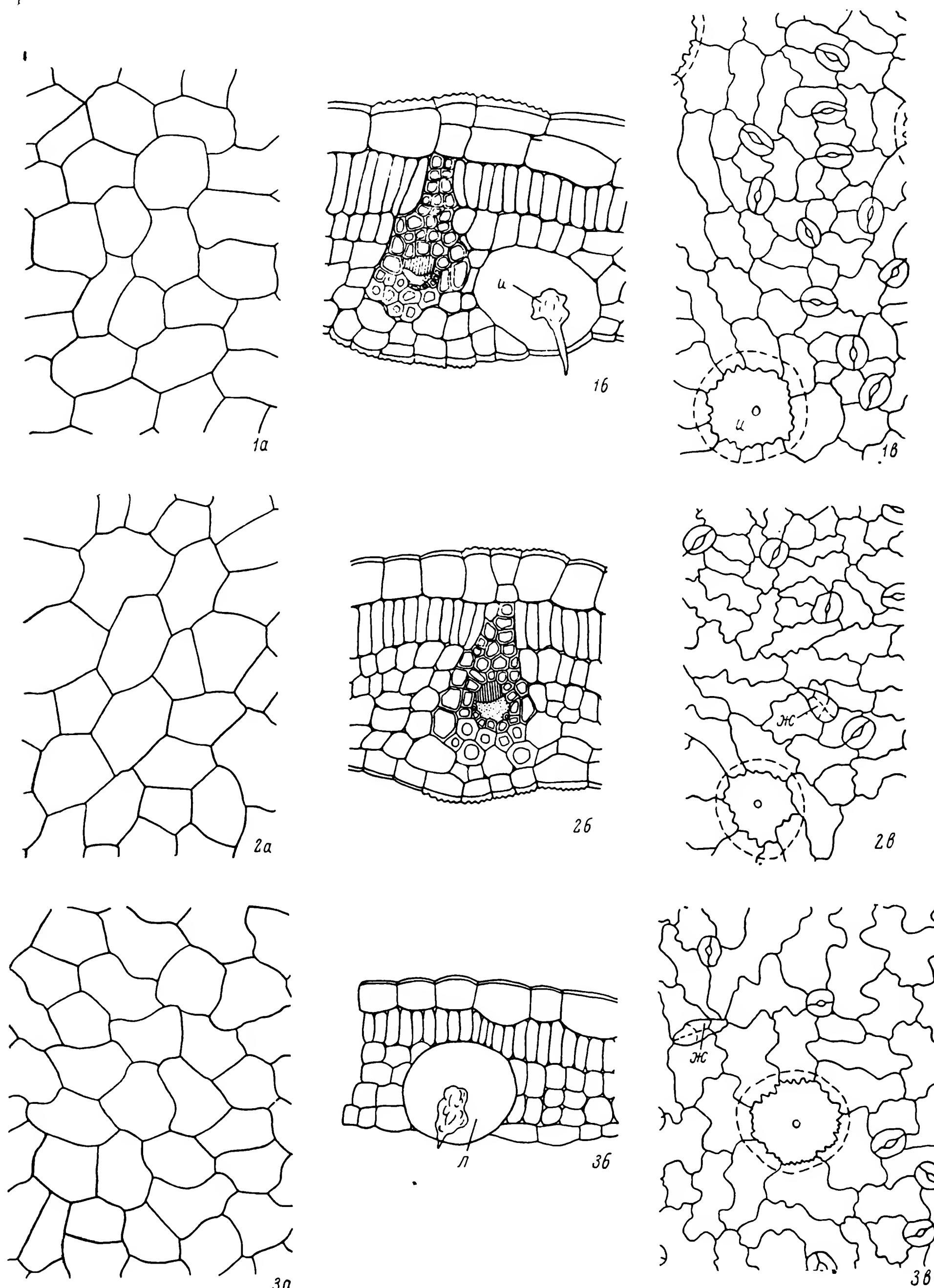



**Рис. 2. Строение листьев ювенильных растений некоторых видов рода *Ficus* L. секции *Rhizocladus* Endl.**

*1 — F. hederacea; 2 — F. pumila; 3 — F. sarmentosa.* Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

и имеют тупую верхушку (табл. 1). По анатомическому строению листья ювенильной стадии у всех трех видов очень сходны (рис. 2), но отличаются от листьев взрослой стадии. Так, палисадная ткань у них всегда однослойная, верхняя эпидерма также однослойная, клетки нижней эпидермы не имеют папилл. Относительная площадь мелких жилок в 2—3 раза, а у *F. sarmentosa* в 5 раз меньше, чем у листьев взрослой стадии (табл. 2).

Оболочки клеток обкладки пучков у всех видов значительно утолщены. Секущая листа идет до верхней эпидермы; со стороны нижней эпидермы образуется дуга из клеток с более утолщенными оболочками. Несмотря на то что верхняя эпидерма в основном однослойная, можно заметить небольшие участки с двумя-тремя слоями клеток (рис. 1, *1б*, *2б*).

Клетки верхней эпидермы ювенильных листьев крупные (табл. 2), очертания их прямолинейно-округлые у *F. hederacea* и *F. pumila* и округло-извилистые у *F. sarmentosa*, форма клеток распластанная, вытянутая, наружные стенки их несколько утолщены и над жилками волнистые. Верхняя эпидерма несет гидатоды, отсутствующие у листьев взрослых растений. Клетки нижней эпидермы имеют извилистые очертания. Густота устьиц значительно меньше, а сами они крупнее, чем у взрослых растений (табл. 2). Волоски, так же как и у листьев взрослых растений, и простые, и железистые с четырехклеточной головкой. Во всех тканях встречаются кристаллы оксалата кальция. Цистолиты располагаются, как и у взрослых растений, только на нижней эпидерме, они обычно сильно разрастаются, занимая почти все пространство между верхней и нижней эпидермой (рис. 2, *1б*, *2б*). Таким образом, листья растений устойчивой ювенильной стадии имеют структуру теневого типа. Такое строение листа является приспособлением к условиям ослабленного освещения под пологом леса, что весьма существенно для сохранения вида в ценозе (Серебряков, 1962).

Обобщая полученные результаты, можно сказать, что, несмотря на некоторые различия в анатомическом строении, листья взрослых растений всех трех видов очень сходны, так же как сходны и листья их устойчивой ювенильной стадии, что, по-видимому, указывает на близость этих видов между собой.

## II группа видов

Листья *F. sagittata* и *F. villosa* хорошо различаются морфологически (табл. 1), по анатомическим признакам они также различны. Мезофилл хорошо дифференцирован на два-три слоя палисадной ткани и на три-десять слоев рыхлой губчатой ткани; последняя состоит из клеток удлиненной формы с многочисленными неправильными выростами разной длины (рис. 1, *1*, *б*, *2*, *б*). Между ними находятся крупные воздухоносные полости. Данные виды имеют мезоморфные признаки листьев, что отличает их от видов первой группы.

Оболочки клеток обкладки пучков утолщенные у *F. villosa* и довольно тонкие у *F. sagittata*. Секущая есть только у крупных жилок *F. sagittata*, причем она двусторонняя и оболочки клеток ее утолщены. Верхняя эпидерма толстостенная, состоит из двух-трех слоев клеток, форма и очертания такие же, как и у взрослых растений I группы. Наружный слой эпидермы у *F. villosa* состоит из выпуклых клеток (рис. 1, *1*, *б*), что создает характерную бархатистость поверхности листовой пластинки. Наружный слой верхней эпидермы у *F. sagittata* мелкоклетный, средний состоит из крупных клеток (рис. 2, *2*, *б*). Листья гипостоматические. Устьица образуют группы, число групп в 3—4 раза меньше, чем у растений I группы (табл. 2). Внутри групп эпидермальные клетки значительно мельче, чем между ними (рис. 1, *1*, *в*, *2*, *в*). На нижней эпидерме встречаются волоски трех типов: простые одно- и многоклеточные и железистые с многоклеточной головкой. Расположение клеток в многоклеточных головках железистых волосков этих двух видов различно (рис. 3, *а*, *б*). Лист *F. villosa* в отличие от *F. sagittata* опушен с обеих сторон листа, кроме указанных, еще и очень длинными многоклеточными простыми волосками. Среди эпидермальных клеток верхней и нижней эпидермы встречаются литоцисты с цистолитами, имеющими выросты в виде короткого и сильно-утолщенного волоска. В углах между главной и боковыми жилками листа и в углах между боковыми жилками располагается железистый эпидермис, состоящий из палисадных клеток, выделяющих воск (Metcalfe, Chalk, 1950). Клетки мезофилла, приуроченные к участкам железистого эпидермиса, содержат кристаллы оксалата кальция.

Выше мы рассматривали взрослые листья *F. sagittata*, хотя на одном и том же растении этого вида развиваются и ювенильные. Ювенильные листья имеют ланцетную форму, отличную от взрослых листьев (табл. 1). Анатомическое строение взрослых и ювенильных листьев у этого вида очень сходно, однако у всех ювенильных листьев на верхней эпидерме присутствуют гидатоды, как и у ювенильных листьев растений I группы.

На основании проведенного сравнительного анатомо-морфологического исследования взрослых листьев и листьев устойчивой ювенильной стадии мы пришли к следующим выводам.

Анатомическое строение листьев взрослых растений *F. hederacea*, *F. pumila* и *F. sarmentosa*, имеющих устойчивые ювенильные стадии, почти одинаково, хотя листья хорошо различаются морфологически. Несмотря на сходство в анатомическом строении, виды отличаются по количественным показателям: толщине пластинки листа, размерам клеток эпидермы, количеству слоев палисадной ткани и групп устьиц на 1 мм², а также по общей длине мелких жилок на 1 мм².

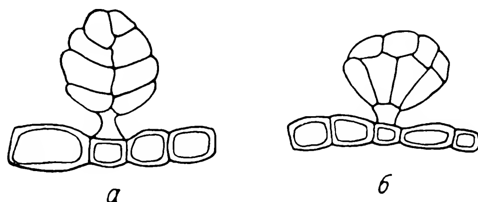



Рис. 3. Строение железистых волосков *F. villosa* (*а*) и *F. sagittata* (*б*).

Клетки в тканях ювенильных листьев этих видов значительно крупнее, чем у листьев взрослых растений. Это хорошо согласуется с представлением о физиологическом старении организма, которое сопровождается уменьшением количества структурных единиц (клеток и участков между жилками) (Benedict, 1915). Наличие гидатод служит хорошим диагностическим признаком в определении ювенильных растений. Листья взрослых растений *F. villosa* и *F. sagittata*, не имеющих устойчивой ювенильной стадии, очень хорошо отличаются между собой морфологически и анатомически по толщине пластинки листа, по форме и размерам клеток верхней эпидермы, по длине простых многоклеточных волосков, а также по форме железистых.

## ЛИТЕРАТУРА

Г з ы р я н М. С. (1959). К методике анатомического изучения листьев двудольных растений. Тр. Инст. бот. АН Азерб. ССР, 21. — З а л е с с к и й Д. М. (1965). К уточнению номенклатуры некоторых видов рода *Ficus*. Бот. ж., 52, 6. — З а х а р е в и ч С. Ф. (1954). К методике описания эпидермиса листа. Вестн. ЛГУ, 4. — С е р е б р я к о в И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Э с а у К. (1969). Анатомия растений. — A j e l l o L. (1941). Cytology and cellular interrelations of cystolith formation in *Ficus elastica*. Amer. J. Bot., 28, 7. — B e n e d i c t H. M. (1915). Senile changes in leaves of *Vitis vulpina* and certain other plants. Cornell Agr. Exp. Sta. Mem., 7. — C o r n e r E. I. H. (1965). Check-list of *Ficus* in Asia and Australia with keys identification. Gardens Bull. Singapore, 21. — G r a m b a s t N. (1954). Sur la structure et le dèvelopment de l'appareil stomatique dans le genre *Ficus*. Rev. Gèn. Bot., 61 : 728. — H i l t z P. (1950). Contribution á l'étude des cystolithes et lythocystes des *Ficus elastica*. Rev. Gén, Bot., 57, 453 : 477. — K u n d u B. S., B. G u p t a. (1964). Use of quantitative microscopy in taxonomy. Bull. Bot. Soc. Bengal., 18, 2. — L i n s b a u e r K. (1930). Die Epidermis. In: Handbuch der Pflanzenanatomie, 4. — M e t c a l f e C. K., L. C h a l k. (1950). Anatomy of the dicotyledons. — R e n n e r O. (1907). Anatomie und Systematik der Artrocarpeen und Conocephallen, insbesonderes der Gattung *Ficus*. Bot. Jahrb., 39. — S c o t t F.-M. (1946). Cystholiths and plasmodestata in *Beloperome*, *Ficus* and *Boehmeria*. Bot. Gard., 107.

Ленинградский
государственный университет.

Поступило 29 VI 1974.

# ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК (012) 577.95 : 581.49 (048)

**М. А. Баранова**

## КЛАССИФИКАЦИЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ТИПОВ УСТЬИЦ (К ВЫХОДУ В СВЕТ ПУБЛИКАЦИИ ФРИНС-КЛАССЕНСА И ВАН КОТТЕМА)

M. A. BARANOVA. CLASSIFICATION OF ONTOGENETIC TYPES OF STOMATA (TO THE ISSUE OF THE PUBLICATION BY FRYNS-CLAESSENS AND VAN COTTHEM)

Рассматриваются различные системы классификации типов устьиц, в частности обсуждаются основные положения работы, опубликованной Фринс-Классенсом и Ван Коттемом. В классификации, разработанной ими на основании изучения развития устьиц у представителей *Marcgraviaceae* выделяется 26 типов (предусмотрена возможность введения новых типов). Предлагаемая измененная терминология для онтогенетических типов имеет то преимущество, что по названию каждого типа можно сделать вывод не только об онтогенетическом способе, посредством которого образуется устьице, но также о природе взрослого устьица. Таким образом, устранен разрыв между морфологической и онтогенетической классификациями.

Сделан обзор литературы, подчеркиваются два важных отличия новой классификации от классификации и определений Панта. Отмечается, что уточнение терминов мезогенного и мезоперигенного типов устьиц, предпринятое Пэйном, оказалось незамеченным Фринс-Классенсом и Ван Коттемом. Напоминается о приоритете русских авторов в установлении энциклоцитного типа устьиц.

Первая попытка классифицировать онтогенетические типы устьичного аппарата, предпринятая Пантом (Pant, 1965), способствовала появлению множества работ, посвященных развитию устьиц у представителей различных семейств. Необходимость их обобщения, а также согласования терминологии, используемой при описании онтогенетических типов и классификации морфологических типов, стала особенно насущной в последнее время. Выполнению этой задачи и посвящена рассматриваемая нами работа Фринс-Классенса и Ван Коттема (Fryns-Claessens a. Van Cotthem, 1973).

Во вводных разделах этой работы обсуждаются некоторые наиболее важные стоматографические термины, рассматривается имеющаяся классификация онтогенетических типов и дается подробное описание специфического типа устьиц у *Marcgravia*. Основная часть посвящена новой классификации и терминологии и заключает подробное описание различных онтогенетических типов. В заключении обсуждаются преимущества предлагаемой классификации.

### I. Введение

При обзоре литературы по устьицам можно обнаружить ряд различий в интерпретации некоторых описательных терминов. Часть из них кратко обсуждается здесь. Устьице, состоящее из пары замыкающих клеток

с общей устьичной порой, или апертурой, окружено соседними или побочными клетками. Некоторые авторы употребляют термин устьице, имея в виду устьичный комплекс, или устьичный аппарат (устьице+соседние или побочные клетки). Нет единообразия в определении и использовании терминов «соседние» и «побочные» клетки. В большинстве случаев даются следующие определения, ставшие классическими: соседние клетки — это клетки, непосредственно окружающие замыкающие клетки, они не отличаются по форме и структуре от остальных эпидермальных клеток; побочные клетки — тоже окружают замыкающие, но явно отличаются от остальных эпидермальных клеток.

Образование устьица начинается с неравного деления некоторых протодермальных клеток; каждая из них производит более крупную клетку и клетку поменьше. Первая нормально развивается в обычную эпидермальную клетку и спустя некоторое время не отличается от остальных эпидермальных клеток. Другая (поменьше) содержит более густую цитоплазму и легче окрашивается; она делится или опять неравно или равным делением производит пару замыкающих клеток. В большинстве публикаций меньшая дочерняя клетка протодермальной клетки называется устьичной инициальной клеткой (stomatal initial), или меристемоидом. Некоторые авторы сокращают этот термин до самой протодермальной клетки. В этом случае (протодермальная клетка, меристемоид) есть всегда по крайней мере одна эпидермальная клетка (более крупная дочерняя клетка после первого деления), которая происходит от меристемоида и является, следовательно, мезогенной; истинный перигенный тип развития таким образом невозможен. Поэтому авторы предпочитают использовать термин «меристемоид», или «устьичная инициальная клетка» для меристематически меньшей дочерней клетки протодермальной клетки, которая приводит посредством одного или большего числа делений к образованию устьица. Обычно почти нет различий в понимании терминов мезогенный, мезоперигенный и перигенный. Действительно, устьица, у которых все окружающие клетки происходят из того же самого меристемоида, что и замыкающие клетки, — мезогенные; [1] другие, где только одна или некоторая часть клеток (но не все) образуется таким путем, — мезоперигенные; и третья группа, у которой ни одна из окружающих клеток не происходит из того же самого меристемоида, что и замыкающие клетки, — перигенные. Поэтому трудно согласиться с тем, что нет четких границ между мезогенным, мезоперигенным и перигенным типами (Rohweder, и др., 1971 : 283).

## II. Классификация онтогенетических типов

В 1965 г. Пант (1965) предложил классификацию онтогенетических типов устьиц, на которую ссылается большинство авторов последних публикаций по онтогении устьиц. Он выделил три крупные категории:

1. Мезогенные устьица — материнская клетка замыкающих клеток (*мзк*) [2] и все побочные клетки или одна кольцеобразная побочная клетка происходят из меристемоида.

2. Мезоперигенные устьица — окружающие клетки двоякого происхождения, одна из соседних клеток мезогенная, другие перигенные.

---

[1] Мы считаем необходимым напомнить, что термин мезогенный впервые был использован Флорином (Florin, 1933) для обозначения латеральных соседних клеток у синдетохейльного типа устьиц. Таким образом, из определения Флорина вовсе не следует, что мезогенные устьица — это такие устьица, у которых все окружающие клетки происходят из той же самой материнской клетки, что и замыкающие клетки. В действительности он допускал наличие полярных клеток, независимо происходящих из протодермы. В определении мезогенных устьиц, которое дал Пант (1965), также отмечаются как мезогенные только все побочные клетки, но не все клетки, окружающие устьице.

[2] Здесь и далее *мзк* означает материнская клетка замыкающих клеток.

3. Перигенные устьица — все соседние или побочные клетки происходят независимо от *мзк*, которая делится только 1 раз, образуя две замыкающие клетки.

Для разделения этих трех категорий были использованы два признака (Pant, 1965):

1) численность отсекающих плоскостей меристемоида (унилабратные, долабратные, трилабратные, тетралабратные мезогенные), которая соответствует числу побочных клеток;

2) угол между длинной осью поры и предшествующей перегородкой (тип Pyrrosia, мезодиацитный тип и мезопарацитный тип в долабратной категории).

Позднее некоторые авторы (Ramayya, Rao, 1968) внесли изменения в понятие мезоперигенной категории Панта. В этой категории Пант выделил три типа на основании угла, упомянутого выше; у каждого типа взрослые устьица образуются после двух делений меристемоида:

1) Ranunculus-тип (у этого типа может быть любой угол между длинной осью поры и предшествующей перегородкой);

2) Tetracentron-тип (длинная ось поры параллельна предшествующей перегородке);

3) Plagiogyria-тип (у этого типа между длинной осью поры и предшествующей перегородкой прямой угол).

Однако встречается другой способ развития, в частности у *Cucumis* и *Tagetes* (Ramayya , Rao, 1968), у которых взрослые аномоцитные устьица образуются после трех делений. При этом устьица окружены двумя мезогенными соседними или побочными клетками и одной или более перигенными соседними клетками. Таким образом, меристемоид имеет две отсекающие плоскости (долабратный).

Это дало возможность подразделить мезоперигенную категорию Панта точно таким же образом, как мезогенную (Ramayya, Rao, 1968):

1. Унилабратная группа: меристемоид только с одной отсекающей плоскостью — единственная мезогенная соседняя или побочная клетка и различное число перигенных; группа включает следующие типы:

а) Ranunculis-тип,

б) Tetracentron-тип,

в) Plagiogyria-тип.

2. Долабратная группа: меристемоид с двумя отсекающими плоскостями — две мезогенные соседние или побочные клетки и различное число перигенных.

Как в унилабратной группе, подразделенной Пантом на основании плоскости деления *мзк*, так и в долабратной группе возможно выделение трех типов (Ramayya, Rao, 1968).

## III. Образование устьиц у *Marcgravia*

Было отмечено (Fryns-Claessens a. Van Cotthem, 1965 : 360—363), что взрослые устьица на листьях *Marcgraviaceae* принадлежат к особому типу, который отличается от основных типов, описанных Веском (Vesque, 1889) и Меткафом и Чоком (Metcalfe, Chalk, 1950) для цветковых. В результате дальнейших исследований (Van Cotthem, 1968, 1970а, б) такие устьица, обычно с четырьмя побочными клетками, ориентированными в поперечном плане к поре, были определены как староцитные (staurocytic). Этот тип встречается также у некоторых родов папоротников (*Nephrolepis*, *Polystichum*, *Dryopteris*, *Ctenitis*, *Tectaria*, *Asplenium* и др.). Нет никаких сведений о наличии староцитных устьиц у других цветковых, однако можно предполагать их присутствие у некоторых родов семейств, родственных *Marcgraviaceae*.

Развитие устьиц изучалось на листьях *Marcgravia polyantha* Delp. Меристемоид (рис. 1, *А*) может делиться двумя способами, различие между которыми состоит в форме и ориентации общей стенки между двумя дочерними клетками, обычно неравными по объему (рис. 1, $Б_1$, $Б_2$). В сфор-

нированном устьичном аппарате можно различить два типа побочных клеток:

а) побочные клетки, являющиеся результатом делений меристемоида, — мезогенные побочные клетки;

б) побочные клетки, производимые делениями других (обычных) эпидермальных клеток, — перигенные побочные клетки.

Замыкающие клетки образуются после трех последовательных митотических делений меристемоида, они обычно окружены четырьмя побочными клетками. Подавление или увеличение числа делений в перигенных соседних клетках может изменить число перигенных побочных клеток в устьичном комплексе, главным образом до одной или до трех. Развитие стороцитных устьиц у *Marcgravia* относится к мезоперигенному типу.

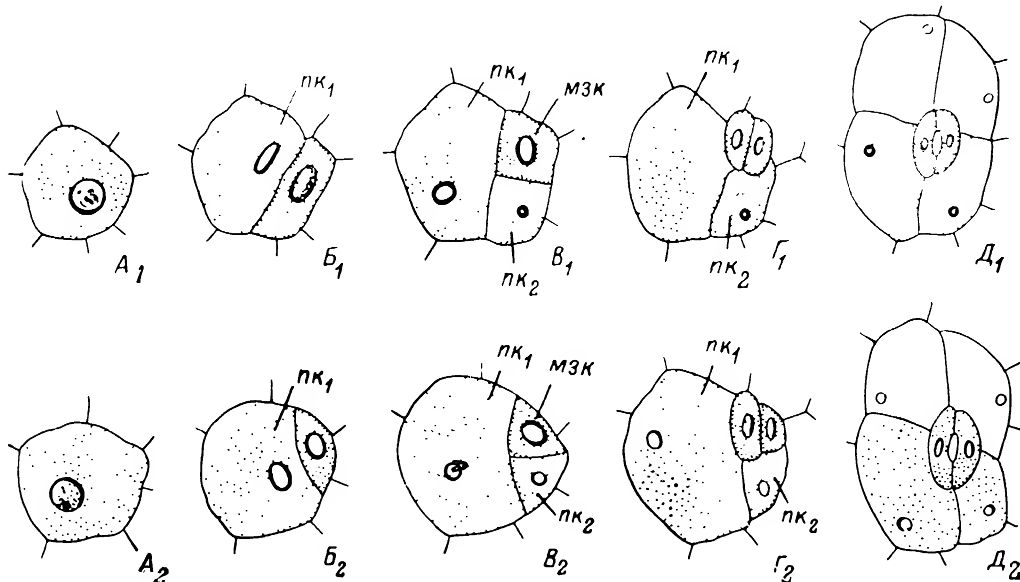



Рис. 1. Сторо-мезоперигенный тип развития устьиц у *Marcgraviaceae* (рисунки 1—3-й по Фрпнс-Классенсу и Ван Коттему).

*А, Б* . . . — последовательные этапы онтогенеза устьичного аппарата; *мзк* — материнская клетка замыкающих клеток; *пк*$_1$, *пк*$_2$ — побочные клетки.

Онтогенетический способ, описанный для *Marcgravia*, может быть классифицирован как «поперечный тип» (right angle — Ramayya, Rao, 1968), когда плоскость деления *мзк* находится под прямым углом ко второй перегородке меристемоида (рис. 1).

Фринс-Классенс и Ван Коттем считают, что определение, данное Пантом для мезоперигенного типа, следует несколько изменить: вместо устьиц с одной мезогенной соседней клеткой, «мезоперигенными следует называть устьица, у которых окружающие клетки двоякого происхождения . . . одна или более соседних или побочных клеток мезогенные, другая (другие) перигенные». Замыкающие клетки образуются после двух или более последовательных делений меристемоида. Это изменение позволяет поместить устьица с одной или бо́льшим числом побочных клеток в мезоперигенную категорию, тогда как в определении Панта упоминаются только соседние клетки (тем не менее его тип Plagiogyria имеет одну побочную клетку). Таким образом, двойственное происхождение окружающих клеток (побочных или соседних клеток или тех и других) так же важно, как число делений, необходимых для образования замыкающих клеток (или число отсекающих плоскостей меристемоида). Совершенно сходное с этим определение мезоперигенного типа дал Гийо (Guyot, 1966 : 247): «мезоперигенные устьица: меристемоид делится на клетки, которые окружают *мзк* неполностью». Здесь двойственность происхождения окружающих клеток заключена в слове «неполностью».

У большинства мезоперигенных устьиц окружающие клетки не только двоякого происхождения (мезогенные и перигенные), но также двойственной природы (побочные и соседние клетки).

В следующем разделе Фринс-Классенс и Ван Коттем предлагают новую классификацию и терминологию.

## IV. Новая классификация и измененная терминология

Изучению развития устьиц посвящены за минувшее столетие работы многих исследователей (Oudemans, 1866; Hildebrand, 1866; Strasburger, 1866—1867; Rauter, 1870; Prantl, 1872; Tognini, 1897; Porsch, 1905). Интерес к этому предмету возрос за последнее десятилетие. Со времени опубликования Пантом классификации онтогенетических типов устьиц появились многочисленные статьи, касающиеся развития устьиц. Поэтому возникла необходимость свести все данные в новую классификационную таблицу.

В основу классификации Панта был положен способ развития устьиц без учета типов взрослых устьиц, тогда как Меткаф и Чок (1950) при построении своей классификации полностью игнорировали способ развития, принимая во внимание исключительно зрелую топографию. Различия в терминологии между классификацией морфологических типов (Metcalfe, Chalk, 1950; Van Cotthem, 1970а, 1970б) и классификацией онтогенетических типов (Pant, 1965) осложнили работу ботаников, изучающих устьица. Это требовало нового подхода к терминологии. Первый шаг был сделан самим Пантом, предложившим такие термины, как «мезодиацитный» и «мезопарацитный» для мезогенных диацитных и парацитных устьиц. Такое же соображение высказал Стейс (Stace, 1965 : 48): «Такие термины, как парацитный, тетрацитный и другие, можно дополнить префиксами «мезо»-, «пери»- и т. д., если известен способ развития.

Принимая предложение Паливала (Paliwal, 1969) использовать сочетания терминов, взятых из обеих классификаций, авторы создают здесь ряд терминов, у которых за первой частью, указывающей на природу взрослого устьица, следует вторая часть, определяющая онтогенетическую группу, к которой принадлежит устьице (перигенные, мезоперигенные, мезогенные).

Таким образом, различные способы развития, посредством которых образуются определенные типы взрослых устьиц, могут быть отражены в четких терминах, как например диа-мезоперигенный (для диацитных устьиц, развивающихся мезоперигенным путем) и диа-мезогенный (для того же самого типа взрослых устьиц, развивающихся мезогенным путем).

Авторы предлагают следующую классификацию различных онтогенетических типов:

А. Перигенные устьица:

Тип 1 — аперигенный,
2 — моноперигенный,
3 — диперигенный,
4 — тетраперигенный,
5 — гексаперигенный,
6 — полиперигенный (циклоперигенный).

В. Мезоперигенные устьица:

Тип 7 — аномо-мезоперигенный,
8 — диа-мезоперигенный,
9 — гемипара-мезоперигенный,
10 — эуполо-мезоперигенный,
11 — кополо-мезоперигенный,
12 — анизо-мезоперигенный,
13 — сторо-мезоперигенный,
14 — цикло-мезоперигенный,
15 — пара-мезоперигенный.

С. Мезогенные устьица:

16 — десмо-мезогенный,
17 — эупери-мезогенный,
18 — копери-мезогенный,
19 — дуплопери-мезогенный,
20 — диа-мезогенный,
21 — пара-мезогенный,

22 — цикло-мезогенный,
23 — аллело-мезогенный,
24 — анизо-мезогенный,
25 — гелико-мезогенный,
26 — тетра-мезогенный.

Один морфологический тип взрослых устьиц не представлен в этой классификации онтогенетических типов — актиноцитный тип (Metcalfe, Chalk, 1950). Его онтогения совершенно неизвестна, немногое также известно о распространении этого типа в растительном царстве. В зависимости от того, образуются ли радиирующие побочные клетки посредством делений окружающих клеток, либо посредством последовательных делений меристемоида, этот онтогенетический тип может быть назван актиноперигенным, актино-мезоперигенным или актино-мезогенным.

Далее Фринс-Классенс и Ван Коттем переходят к характеристике и распространению различных онтогенетических типов.

## V. Определение, описание и распространение различных онтогенетических типов

### А. Перигенные устьица.

Терминология:
Florin (1933) — гаплохейльный тип;
Pant (1965) — перигенный тип;
Maroti (1966) — эугаплохейльный тип.

Устьичная инициальная клетка, или меристемоид, действует как материнская клетка замыкающих клеток (*мзк*). Она делится только 1 раз, производя непосредственно две замыкающие клетки. Все окружающие клетки (обычно соседние клетки, но иногда побочные) происходят из обычных эпидермальных клеток. Истинные перигенные устьица — только те, где протодермальная клетка действует непосредственно как *мзк* и производит две замыкающие клетки равным делением. Во многих случаях протодермальная клетка сначала делится неравно на меньшую клетку, которая становится устьичной инициальной клеткой, или меристемоидом, и более крупную, которая развивается в обычную эпидермальную клетку, не отличающуюся от других эпидермальных клеток. Тогда меристемоид функционирует как *мзк*. Более крупная дочерняя клетка протодермальной клетки становится побочной клеткой.

Различаются 6 следующих перигенных способов развития:
Тип 1 — аперигенный ( → аномоцитные устьица);
Тип 2 — моноперигенный ( → гемипарацитные устьица);
Тип 3 — диперигенный ( → парацитные устьица);
Тип 4 — тетраперигенный ( → тетрацитные устьица);
Тип 5 — гексаперигенный ( → гексацитные устьица);
Тип 6 — полиперигенный или циклоперигенный ( → циклоцитные устьица).

Тип 1. А п е р и г е н н ы й. *Мзк* делится 1 раз, образуя две замыкающие клетки; окружающие эпидермальные клетки являются соседними клетками, независимо происходящими из протодермы. Взрослые устьица лишены побочных клеток и принадлежат к аномоцитному типу. Соседние клетки иногда развиваются в перигенные побочные клетки, что приводит к образованию циклоцитных устьиц.

Терминология:
Guyot (1966) — тип anomocytique périgène;
Guyot (1971) — перигенный аномоцитный тип;
Paliwal (1969) — аперигенный;
Probst (1971) — Ophioglossum-тип.

Тип 2. М о н о п е р и г е н н ы й. Этот тип пока неизвестен. Однако можно предполагать такой способ развития, когда меристемоид является *мзк*, делящейся на две замыкающие клетки, и когда одна из соседних эпидермальных клеток делится на две неравные клетки. Одна из этих клеток дифференцируется в единственную перигенную побочную клетку.

Гемипара-мезоперигенный тип отличается от моноперигенного тем, что его единственная побочная клетка образуется самим меристемоидом (мезогенным путем).

Терминология:

Моноперигенный — новый термин, предлагаемый в этой работе.

Тип 3. Д и п е р и г е н н ы й. Устьица с побочными клетками, располагающимися по обе стороны замыкающих клеток параллельно поре. Обе латеральные побочные клетки происходят из соседних эпидермальных клеток. Взрослые устьица относятся к парацитному типу. Иногда, как например у *Claytonia* и *Maranta* (Strasburger, 1866—1867), обе латеральные побочные клетки делятся еще раз и образуют четыре перигенные латеральные побочные клетки. Диперигенный тип обычен у однодольных.

Терминология:

Prat (1960) — устьица quadricellulaires — квадрицеллюлярные (зрелые устьица);

Paliwal (1969) — биперигенные;

Van Cotthem — диперигенные.

Тип 4. Т е т р а п е р и г е н н ы й. Меристемоид является *мзк*, которая делится, образуя две замыкающие клетки. В четырех соседних эпидермальных клетках происходят дополнительные деления, которые приводят к образованию четырех побочных клеток (тетрацитные взрослые устьица), — обычно двух более крупных латеральных и двух полярных клеток поменьше. Обе латеральные побочные клетки могут быть такой же величины, как весь устьичный комплекс, а две полярные клетки могут быть такой же ширины, как весь устьичный комплекс. Иногда образуются четыре латеральные клетки, по две с каждой стороны замыкающих клеток, как у *Zingiberaceae* (Paliwal, 1969 : 658), что можно рассматривать как вариант диперигенного типа.

Терминология:

Metcalfe, Chalk (1950) — тетрацитный (зрелые устьица).

Paliwal (1969) — тетраперигенный.

Тип 5. Г е к с а п е р и г е н н ы й. Меристемоид действует как *мзк*, продольно делясь и образуя две замыкающие клетки. Первая пара латеральных побочных клеток образуется в результате неравных делений клеток, соседних с *мзк*. Пара терминальных побочных клеток является результатом неравного деления двух полярных клеток. Вторая пара латеральных побочных клеток происходит от второго неравного деления первой пары латеральных побочных клеток, в результате чего образуются две параллельные пары побочных клеток.

Томлинсон (Tomlinson, 1969 : 33) отмечает два варианта расположения шести побочных клеток у этого типа: а) вторая пара латеральных побочных клеток такой же величины, как весь устьичный комплекс (*Commelina*), б) пара терминальных побочных клеток такой же ширины, как весь устьичный комплекс (*Geogenanthus*).

Терминология:

Paliwal (1969) — гексаперигенный;

Van Cotthem (1970б) — гексацитный (зрелые устьица).

Тип 6. П о л и п е р и г е н н ы й (=циклоперигенный). Паливал (1969 : 658) предложил для этого типа термин «мультиперигенный»; однако, по мнению авторов, лучше, продолжая ряд греческих префиксов, называть этот тип «полиперигенным». У взрослых устьиц этого типа несколько побочных клеток располагаются в одном или нескольких кольцах (циклоцитные устьица) или иногда неправильно разбросаны вокруг замыкающих клеток. Замыкающие клетки образуются продольным делением *мзк*, которая является самим меристемоидом. Все побочные клетки образуются в результате неравных делений соседних эпидермальных клеток. Так образуются геми-, моно-, ди-, три-. . . полициклические устьица. Как отмечает Пант (1965 : 14), соседние клетки могут развиться «в расположенные различным образом перигенные побочные (и окружающие их) клетки в амфициклических устьичных аппаратах». Амфицикли-

ческий гаплохейльный подтип Флорина (1931, 1933) также относится к этому полиперигенному типу, у которого соседние клетки расположены в двух, трех или четырех кольцах побочных клеток.

Нап-Цин (Napp-Zinn, 1966 : 72) классифицировал такие зрелые устьица следующим образом:

а) дициклические: одно кольцо побочных клеток и одно кольцо окружающих клеток («Kranzzellen») — *Agathis*, *Picea*, *Taiwania*;

б) трициклические: одно кольцо побочных клеток и два кольца окружающих клеток — *Araucaria*, *Abies*, *Sequoia*, *Tsuga*, *Cedrus*, *Cephalotaxus*, *Thuja*, *Taiwania*;

в) тетрациклические: 1 кольцо побочных клеток и 3 кольца окружающих клеток — *Dioon*.

Терминология:
Maroti (1958) — Angiopteris-тип;
Stace (1965) — циклоцитный (зрелые устьица);
Paliwal (1969) — мультиперигенный;
Van Cotthem: новые термины «полиперигенный» или «циклоперигенный», предлагаемые здесь.

**Б. Мезоперигенные устьица.**

Терминология:
Prantl (1872) — прямой тип;
Maroti (1961) — гемисиндетохейльный тип;
Pant (1965) — мезоперигенный тип;
Patel a. Inamdar (1971) — синдето-гаплохейльный тип.

Меристемоид делится на две неравные клетки, из которых меньшая образует непосредственно *мзк* или делится вторично на две клетки, из которых одна — *мзк*. Более крупная дочерняя клетка, образованная первым делением, или более крупные дочерние клетки, образованные обоими делениями, становятся мезогенными соседними или побочными клетками. Замыкающие клетки образуются после двух или трех делений меристемоида. Окружающие клетки двоякого происхождения: одна или более клеток мезогенные, другая (другие) перигенная.

Авторы описывают девять мезоперигенных способов развития, которые приводят к образованию аномоцитных, диацитных, гемипарацитных, эуполо- и кополоцитных, анизоцитных, стороцитных, циклоцитных и парацитных взрослых устьиц.

Тип 7. А н о м о - м е з о п е р и г е н н ы й. Аномо-мезоперигенный тип приводит к образованию аномоцитных устьиц, у которых замыкающие клетки окружены только соседними клетками (лишены побочных клеток).

Меристемоид делится на две неравные клетки, более крупная из которых становится соседней клеткой или делится еще раз до дифференциации замыкающих клеток, образуя две мезогенные соседние клетки; меньшая дочерняя клетка действует как *мзк* или делится в свою очередь на две равные клетки, из которых одна функционирует как *мзк*. В пределах аномо-мезоперигенного типа выделяются несколько подтипов на основании различий 1) в плоскости первого деления меристемоида, 2) в плоскости деления *мзк*.

Терминология:
Bailey a. Nast (1945) — ложно-рубиацеоидные устьица (зрелые устьица);
Pant (1965) — Ranunculus-тип, Tetracentron-тип;
Guyot (1966) — тип anomocytique mèso-perigène;
Guyot (1971) — мезоперигенный аномоцитный тип;
Ramayya a. Rao (1968) — долабратный мезоперигенный;
Probst (1971) — Salvinia-тип, Osmunda-тип.

Тип 8. Д и а - м е з о п е р и г е н н ы й. Диа-мезоперигенный тип приводит к образованию диацитных устьиц, у которых только одна из двух окружающих клеток имеет мезогенное происхождение. Взрослые устьица образуются после двух делений меристемоида. Результатом пер-

вого деления меристемоида являются две неравные клетки, из которых меньшая — *мзк*. Деление *мзк* перпендикулярно первому и производит две замыкающие клетки. Более крупная дочерняя клетка меристемоида становится изогнутой и полукруглой мезогенной побочной клеткой. Вторая побочная клетка — видоизмененная перигенная эпидермальная клетка. Общая стенка двух побочных клеток расположена под прямым углом к длинной оси замыкающих клеток. У *Caryophyllaceae* соседние эпидермальные клетки участвуют в образовании устьичного аппарата; это мезоперигенное развитие было названо «частично гаплохейльной онтогенией» (Paliwal, 1966 : 539). Впоследствии оно получило название мезоперигенного (Rohweder и др., 1971 : 281).

Терминология:
Vesque (1889) — кариофиллоидный тип (зрелые устьица);
Metcalfe, Chalk (1950) — диацитный (зрелые устьица);
Maroti (1961) — гемисиндетохейльный diazyklisch (диациклический);
Maroti (1966) — гемисиндетохейльный диациклический;
Guyot (1971) — бицитные диацитные устьица (зрелые устьица);
Rohweder и др. (1971) — мезоперигенный.

Тип 9. Г е м и п а р а - м е з о п е р и г е н н ы й. Этот тип обнаруживает тесное сходство с моноперигенным и аномо-мезоперигенным типами, отличаясь от них образованием единственной побочной клетки (а не соседней клетки), расположенной параллельно длинной оси поры. Взрослые устьица иногда имеют аномоцитный или анизоцитный вид (Pant, Mehra, 1965 : 304).

В результате деления меристемоида образуются две неравные прямоугольные клетки. Меньшая клетка — *мзк*, разделяемая снова стенкой, параллельной первой перегородке, и производящая замыкающие клетки. Более крупная дочерняя клетка не подвергается дальнейшему делению, но изменяется по структуре и форме, так что легко отличается как побочная клетка. Так как эта единственная побочная клетка расположена параллельно поре, авторы называют этот тип взрослых устьиц гемипарацитным (Van Cotthem, 1970б : 241). Иногда побочная клетка образует полукруг вокруг замыкающих клеток (Patel a. Inamdar, 1971). Все остальные клетки, окружающие замыкающие клетки (соседние клетки), развиваются из соседних протодермальных клеток.

Терминология:
Inamdar (1969) — устьица с единственной побочной клеткой (зрелые устьица);
Van Cotthem (1970б) — гемипарацитный (зрелые устьица).

Тип 10. Э у п о л о - м е з о п е р и г е н н ы й. Полоцитные устьица встречаются у многих папоротников. Ранее Ван Коттем (Van Cotthem, 1970а) подразделял этот тип на четыре подтипа: париетоцитный, аксиллоцитный, копариетоцитный и коаксиллоцитный. Два из них имеют только одну побочную клетку (париетоцитный и аксиллоцитный), два другие имеют две побочные клетки. Для новой классификации онтогенетических типов авторы предлагают сгруппировать париетоцитный и аксиллоцитный подтипы в эуполо-мезоперигенный тип, а копариетоцитный и коаксиллоцитный подтипы — в кополо-мезоперигенный тип.

Эуполо-мезоперигенный тип соответствует Plagiogyria-типу Панта (1965) и Pteris-типу (einschneidiger-тип) Пробста (Probst, 1971). Меристемоид делится изогнутой стенкой на более крупную подковообразную клетку и меньшую — *мзк*. *Мзк* делится прямой стенкой (перпендикулярной первой) на две замыкающие клетки, которые, таким образом, окружены с трех сторон мезогенной побочной клеткой. Единственная перигенная соседняя клетка обычно примыкает к 4-й стороне. Иногда с 4-й стороны примыкают две или более соседних клеток (Probst, 1971 : 102—108). У очень немногих полоцитных устьиц замыкающие клетки полностью окружены мезогенной побочной клеткой; такие устьица можно классифицировать как эуполо-мезогенный тип.

Терминология:

Prantl (1881) — устьица applicata — смежные (зрелые устьица);

Giesenhagen (1901) — устьица adnata — приросшие (зрелые устьица);

Pant (1965) — Plagiogyria-тип;

Van Cotthem (1968, 1970а, б) — полоцитный тип (париетоцитный и аксиллоцитный подтипы) (зрелые устьица);

Probst (1971) — Pteris-тип.

Тип 11. Кополо-мезоперигенный. Этот тип включает копариетоцитный и коаксиллоцитный подтипы полоцитных устьиц (Van Cotthem, 1970б : 241) и соответствует, так же как предыдущий тип, «Pteris-типу (einschneidiger тип)» Пробста (1971 : 102). Онтогения точно такая же, как у эуполо-мезоперигенного типа, но в более крупной дочерней клетке меристемоида происходит дополнительное деление перед делением *мзк*. В результате образуется вторая побочная клетка, частично окружающая первую и названная Пантом (1965 : 13) «мезогенной окружающей клеткой» («mesogenous encircling cell»). Таким образом, у этого типа образуются две подковообразные побочные клетки.

Терминология:

Van Cotthem (1968, 1970а, б) — полоцитный тип — копариетоцитный и коаксиллоцитный подтипы (зрелые устьица);

Probst (1971) — Pteris-тип.

Тип 12. Анизо-мезоперигенный. У анизоцитных устьиц замыкающие клетки окружены тремя клетками, из которых одна отчетливо меньше двух других (Metcalfe, Chalk, 1950). При мезоперигенном развитии анизоцитных устьиц возможны следующие варианты: 1) меристемоид делится только 1 раз, образуя *мзк* и только одну мезогенную побочную клетку, другие две окружающие клетки являются перигенными соседними клетками, как это наблюдается у *Oxalis dillenii* (Payne, 1970 : 145); 2) *мзк* и две мезогенные соседние клетки происходят из одного и того же меристемоида двумя неравными делениями, тогда как третья соседняя клетка является перигенной.

Терминология:

Vesque (1889) — круцифероидный тип (зрелые устьица);

Metcalfe, Chalk (1950) — анизоцитный тип (зрелые устьица);

Guyot (1966) — anisocytique mesopèrigène;

Guyot (1971) — мезо-перигенный анизоцитный тип.

Тип 13. Строро-мезоперигенный (рис. 1). Различные способы развития приводят к образованию взрослых староцитных устьиц. Обычно меристемоид делится на две неравные клетки, из которых более крупная становится побочной клеткой. Меньшая клетка, прямоугольная или треугольная (рис. 1, $Б_1$, $Б_2$), делится более или менее прямой стенкой, перпендикулярной первой перегородке, на две равные клетки, так что образуется Т-образная триада. Одна из этих равных клеток становится второй побочной клеткой, тогда как другая — *мзк*, которая и подвергается третьему делению, в результате чего образуются замыкающие клетки. Это деление может быть перпендикулярным второму или параллельным ему. Обычно у староро-мезоперигенного типа замыкающие клетки окружены четырьмя побочными клетками, две из которых мезогенные, две другие (реже одна или три) — перигенные. Таким образом, в результате подавления деления или дополнительного деления в окружающих эпидермальных клетках староцитное устьице может иметь три или пять побочных клеток.

Терминология:

Van Cotthem (1968, 1970а, б) — староцитный тип (зрелые устьица).

Тип 14. Цикло-мезоперигенный. Развитие циклоцитных устьиц, как показано на примере *Angiopteris* (Pant, Khare, 1969 : 799—802) почти такое же, как у староцитных устьиц. Действительно, первые стадии в развитии староцитных и циклоцитных устьиц могут быть одинаковыми. У циклоцитных устьиц, однако, происходят дополнительные тангентальные деления в двух мезогенных побочных

клетках и в перигенных соседних клетках, которые образуют кольцо побочных клеток и одно или больше колец окружающих клеток. Пробст (1971 : 102) называет этот способ развития «Angiopteris-тип (senkrechtzweischneidiger-тип)», *мзк* образуется после двух перпендикулярных делений меристемоида; иногда одно из этих делений подавляется (*Marattia*). В работе А. Я. Штромберг (1956) впервые дано описание типа, который впоследствии был назван циклоцитным (Stace, 1963). Штромберг назвала этот тип «энциклоцитным», однако авторы предпочитают термин Стейса.

Терминология:

Stace (1965) — циклоцитный (зрелые устьица);

Probst (1971) — Angiopetris-тип.

Тип 15. Пара-мезоперигенный (рис. 2). Развитие парацитных устьиц с замыкающими клетками, сопровождаемыми с каждой стороны одной или более побочными клетками, параллельными длинной оси поры, всегда считалось мезогенным. По мнению авторов, однако,

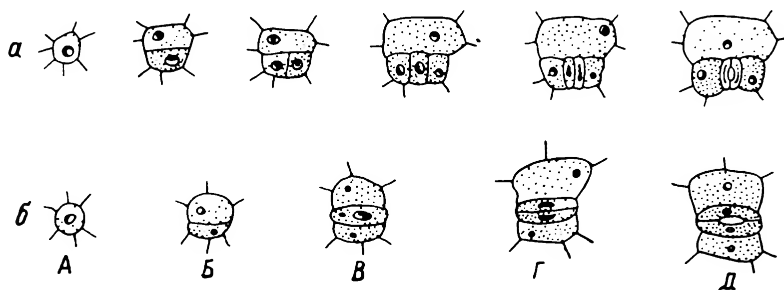



Рис. 2. Пара-мезоперигенный тип устьиц.

Пояснения те же, что на рис. 1.

оно может быть не только мезогенным, но также и мезоперигенным. У пара-мезоперигенного типа к одному или обоим полюсам замыкающих клеток примыкает обычная соседняя клетка, так что клетки, окружающие замыкающие клетки, двоякого происхождения: одна или обе латеральные побочные клетки мезогенные, тогда как полярная соседняя клетка (клетки) перигенная. Пара-мезоперигенные и пара-мезогенные устьица иногда встречаются вместе у одного вида растения.

Пара-мезоперигенный тип можно подразделить на два подтипа (рис. 2, *а*, *б*). У одного из них зрелые устьица окружены двумя мезогенными побочными клетками, мезогенной окружающей клеткой и обычно одной перигенной соседней клеткой (*а*). У другого подтипа замыкающие клетки окружены двумя мезогенными побочными клетками и на каждом полюсе располагается перигенная соседняя клетка (*б*). Полярные соседние клетки могут позднее делиться тангентально, давая начало полярным побочным клеткам (Pant, 1965 : 13). Именно так образуются тетрацитные устьица у *Plumbago* (Inamdar, Patel, 1970).

Терминология:

Vesque (1889) — рубиацеоидный тип (зрелые устьица);

Metcalfe, Chalk (1950) — парацитный (зрелые устьица);

Pant (1965) — мезопарацитный;

Guyot (1971) — бицитные парацитные устьица (зрелые устьица).

**С. Мезогенные устьица.**

Терминология:

Prantl (1872) — непрямой тип;

Florin (1933) — синдетохейльный тип;

Pant (1965) — мезоперигенный (?) тип (мезогенный).

Меристемоид делится несколькими делениями на *мзк* и либо несколько мезогенных побочных клеток, либо единственную кольцеобразную мезогенную побочную клетку, окружающую *мзк* полностью.

У настоящих мезогенных устьиц замыкающие клетки полностью окружены одной или более мезогенными побочными клетками. Во всех случаях, когда одна или более клеток, соседних с замыкающими клетками, являются обычными эпидермальными клетками, перигенными по происхождению, развитие устьиц следует называть мезоперигенным. Таким образом, принимаемое Фринс-Классенсом и Ван Коттемом определение несколько отличается от определения некоторых авторов, которые описывают как мезогенное развитие всех устьиц с одной или более побочными клетками, происходящими из того же самого меристемоида, что и замыкающие клетки, даже если эти побочные клетки не окружают замыкающие клетки полностью, В классификации Панта подразделение мезогенной категории было сделано по числу побочных клеток (или числу отсекающих плоскостей меристемоида):

a. Одна побочная клетка — унилабратная (одна отсекающая плоскость);
b. Две побочные клетки — долабратная (две отсекающие плоскости);
c. Три побочные клетки — трилабратная (три отсекающие плоскости);
d. Четыре побочные клетки — тетралабратная (четыре отсекающие плоскости).

В нашей новой классификации подразделение мезогенных устьиц основано на природе взрослых устьиц; авторы описывают 11 различных способов развития: десмо-, эупери-, копери-, дуплопери-, диа-, пара-, цикло-, аллело-, анизо,- гелико- и тетра-мезогенный.

Тип 16. Десмо-мезогенный. Страсбургер первым изучил развитие устьиц, замыкающие клетки которых полностью окружены одной побочной клеткой и соединены с ней антиклинальной стенкой («подвешенные устьица» — Prantl, 1881; десмоцитные устьица — Van Cotthem, 1970a, 1970б).

Терминология:
Prantl (1881) — устьица suspensa — подвешенные (зрелые устьица);
Mickel a. Lersten (1967) — подвешенные или висящие устьица (зрелые устьица);
Van Cotthem (1968, 1970a, 1970б) — десмоцитный тип (зрелые устьица).

Тип. 17. Эупери-мезогенный. Взрослые устьица этого онтогенетического типа были названы свободными устьицами — stomata libera (Prantl, 1881) и плавающими устьицами — floating stomata (Mickel, 1962 : 360); для этого типа был предложен термин «адетостомия» — «adetostomy». Авторы назвали эти устьица «перицитными» (Van Cotthem, 1968, 1970б : 241). Необходимым является подразделение этого типа (эуперицитные, коперицитные и дуплоперицитные устьица). Поэтому Фринс-Классенс и Ван Коттем предложили называть онтогенетический тип эуперицитных устьиц «эупери-мезогенным», он соответствует «унилабратному (*Anemia*) типу» Панта (1965 : 11). Исследованиями некоторых авторов (Humbert a. Guyot, 1969 : 283—285) на примере *Anemia rotundifolia* было установлено, что *мзк* изолирована в побочной клетке благодаря образованию антиклинальной стенки вокруг ядра.

Терминология:
Prantl (1881) — устьица libera — свободные (зрелые устьица);
Maroti (1961) — unizyklisch — одноциклические;
Mickel (1962) — адетостомия;
Mickel, Lersten (1967) — плавающие устьица (зрелые устьица);
Van Cotthem (1968, 1970a, б,) — перицитные устьица (зрелые устьица);
Probst (1971) — Ringzellen-Typ — кольцеклетный тип.

Тип 18. Копери-мезогенный. Это «долабратный Pyrrosia-тип» Панта (1965 : 11); он приводит к коперицитным взрослым устьицам (Van Cotthem, 1968, 1970a). Онтогения этого типа, описанная Пантом (1965), очень сходна с развитием устьиц кополо-мезоперигенного типа, но здесь *мзк* не прикреплена антиклинально к окружающей клетке, так что обе побочные клетки являются мезогенными.

Терминология:

Pant (1965) — долабратный Pyrrosia-тип;

Van Cotthem (1970б) — коперицитный тип (зрелые устьица).

Тип 19. Д у п л о п е р и - м е з о г е н н ы й. Взрослые устьица этого типа были названы двойными плавающими устьицами double floating (Mickel a. Lersten, 1967 : 1183). Они относятся к третьему подтипу, описанному для перицитного типа — дупло-перицитному подтипу (Van Cotthem, 1968, 1970б). Литературные данные по онтогении этого типа неизвестны, но можно предположить два различных способа развития: 1) один, соответствующий гипотезе Гильдебранда (Hildebrand, 1866), когда *мзк* образуется как линзообразная выпуклость на поверхности эпидермальной клетки; 2) другой, соответствующий гипотезе Раутера (Rauter, 1870), когда *мзк* — воронкообразная клетка, образованная в самой внутренней из двух окружающих побочных клеток.

Терминология:

Mickel, Lersten (1967) — двойные плавающие устьица (зрелые устьица);

Van Cotthem (1970б) — дуплоперицитные устьица (зрелые устьица).

Тип 20. Д и а - м е з о г е н н ы й. Это долабратный мезодиацитный тип Панта (1965 : 11). У этого типа две, три или четыре побочные клетки являются все мезогенными и образуются после трех, четырех из пяти последовательных митотических делений. Диацитные устьица с двумя побочными клетками — моноциклические, с тремя побочными клетками — неполностью дициклические (Van Cotthem, 1970a : 85; =неполностью амфициклические, Inamdar, 1970 : 265) и с четырмя побочными клетками — дициклические (Van Cotthem, 1970a : 85; =амфициклические, Inamdar, 1970 : 262).

Терминология:

Vesque (1889) — кариофиллоидный тип (зрелые устьица);

Metcalfe, Chalk (1950) — диацитные (зрелые устьица);

Pant (1965) — долабратные мезодиацитные;

Guyot (1966) — bicytique diacytique mésogène.

Тип 21. П а р а - м е з о г е н н ы й (рис. 3). Парацитные устьица имеют две или более побочных клеток, параллельных длинной оси замы-

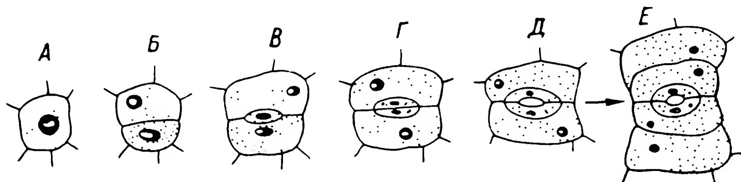



Рис. 3. Пара-мезогенный тип устьиц.

Пояснения те же, что на рис. 1.

кающих клеток. Не все парацитные устьица имеют строго мезогенное развитие. Истинно мезогенными являются только устьица с замыкающими клетками, полностью окруженными побочными клетками (рис. 3). Этот тип соответствует долабратному мезопарацитному типу Панта (Pant, 1965 : 11). При развитиии пара-мезогенных устьиц меристемоид делится на две неравные клетки, из которых более крупная становится побочной клеткой. Меньшая клетка делится снова параллельно первой перегородке, при этом образуются снова две неравные клетки. В результате получается ряд из трех клеток, из которых средняя является *мзк*, она полностью окружена двумя побочными клетками, общие антиклинальные стенки которых смыкаются на полюсах замыкающих клеток. Последующие деления побочных клеток могут происходить или параллельно длинной оси поры, и тогда образуется большое число параллельных побочных клеток, или под прямым углом к поре, и в таком случае образуется кольцо из нескольких побочных клеток (циклоцитный тип, Probst, 1971 : 101 и 103).

Терминология:
Vesque (1889) — рубиацеоидный тип (зрелые устьица);
Bailey, Nast (1945) — истинно рубиацеоидный тип (зрелые устьица);
Metcalfe, Chalk (1950) — парацитный (зрелые устьица);
Pant (1965) — долабратный мезопарацитный;
Guyot (1966) — bicytique paracytique mésogène;
Guyot (1971) — бицитные парацитные устьица (зрелые устьица);
Bir и др. (1971) — трилабратный и долабратный парацитный;
Probst (1971) — Parallel-zweischneidiger Typ.

Тип 22. Цикло-мезогенный. У циклоцитных устьиц замыкающие клетки окружены одним, двумя или иногда бо́льшим числом колец побочных клеток (моноциклические, дициклические . . ., полициклические устьица, Van Cotthem, 1970a : 85). Известно несколько способов развития циклоцитных устьиц, один из них, когда дополнительные деления в побочных клетках парацитных устьиц образуют кольцо дополнительных побочных клеток. Этот способ был описан для устьиц папоротников (Probst, 1971 : 101 и 103) и для устьиц *Basella* (Paliwal, 1965). Но цикло-мезогенное развитие не ограничено парацитными устьицами. Пант (1965 : 11) отмечает дополнительные деления в диацитных устьицах *Asteracantha* (Pant a. Mehra, 1963) и в анизоцитных устьицах *Peperomia* (Pant, Banerji, 1965).

Терминология:
Stace (1965) — циклоцитный (зрелые устьица).

Тип 23. Аллело-мезогенный. Пэйн (Payne, 1970) обнаружил два ранее неизвестных типа устьиц у двудольных: геликоцитные и аллелоцитные устьица. У обоих этих типов мезогенные побочные клетки образуются в регулярной последовательности: сначала наружные, в последнюю очередь внутренние. У аллелоцитных устьиц меристемоид делится изогнутой стенкой на две неравные клетки. При втором делении маленькая средняя клетка отсекается изогнутой стенкой, примыкающей к внутренней стороне первой изогнутой стенки. Подобным образом чередуются последующие деления самой маленькой эллиптической клетки, и в результате образуется маленькая центральная клетка, которая действует как *мзк*. Эта *мзк* может или делиться под прямым углом к побочным клеткам, и тогда образуется диаллелоцитное устьице, или подвергается делению, параллельному побочным клеткам, результатом чего является параллелоцитное устьице.

Терминология:
Payne (1970) — аллелоцитный (зрелые устьица).

Тип 24. Анизо-мезогенный. Анизоцитные устьица представляют один из «классических» типов взрослых устьиц, которые описал Веск (Vesque, 1889, круцифероидный тип) и Меткаф и Чок (1950, анизоцитный тип). Развитие таких устьиц Пант (1965) назвал трилабратным. Меристемоид имеет три антиклинальные отсекающие поверхности, и после трех последовательных делений образуются три неравные побочные клетки и маленькая центральная клетка, которая действует как *мзк*. Для анизо-мезогенного типа характерно, что маленькая клетка всегда остается меристематической и действует подобно инициальной с тремя отсекающими плоскостями, производя три побочные клетки в спиральной последовательности с трех сторон. Иногда отмечаются устьица, переходные между парацитным и анизоцитным типами (Tognini, 1897; Pant, 1965; Pant, Mehra, 1965; Pant, Gupta, 1966).

Терминология:
Vesque (1889) — круцифероидный тип (зрелые устьица);
Metcalfe, Chalk (1950) — анизоцитный (зрелые устьица);
Pant (1965) — трилабратный (круцифероидный);
Guyot (1966) — anisocytique mésogène;
Guyot (1971) — мезогенные анизоцитные устьица.

Тип 25. Гелико-мезогенный. Пэйн (1970 : 141) описал в некоторых семействах двудольных устьица со спиралью из четырех

или более побочных клеток, окружающих замыкающие клетки, и назвал их геликоцитными. Поскольку развитие этих устьиц мезогенное, авторы назвали этот тип гелико-мезогенным. Развитие происходит таким образом: меристемоид делится изогнутой стенкой на две неравные клетки. При последующих делениях образуются новые изогнутые стенки под внутренним углом 60° к предшествующей стенке так, что в результате образуется спираль из побочных клеток. Все три побочные клетки в этой спирали полностью окружают замыкающие клетки или предшествующие три клетки по спирали.

Несколько иное определение геликоцитных устьиц, данное рядом авторов (Rohweder и др., 1971 : 282),— «геликоцитные устьица — мезогенные устьица с постоянным числом (3) сегментоподобных побочных клеток и часто с дополнительными соседними клетками, которые также сегментоподобные», — можно объяснить тем, что Пэйн использовал термины «побочные» и «соседние» клетки в их классическом смысле, тогда как эти авторы ввели совершенно другое определение для них. В понимании вышеупомянутых авторов, побочные клетки — это клетки, непосредственно примыкающие к замыкающим клеткам (форма клеток совершенно не принимается во внимание), а соседние клетки — все остальные эпидермальные клетки, окружающие замыкающие клетки, которые отличаются по форме или расположению от других эпидермальных клеток.[1]

Терминология:

Payne (1970) — геликоцитный (зрелые устьица).

Тип 26. Т е т р а - м е з о г е н н ы й. Этот тип соответствует тетралабратному типу Панта (1965). Как описывает Пант, меристемоиды этого типа имеют четыре отсекающие плоскости, а четыре мезогенные соседние клетки и *мзк* образуются последующими делениями с четырех сторон по спирали. Из этого краткого описания можно заключить о тесном сходстве тетра-мезогенного типа с гелико-мезогенным типом. По мнению авторов, однако, между этими типами есть различие в величине углов, при которых следующие одна за другой стенки устанавливаются в делящихся дочерних клетках меристемоида.

Терминология:

Pant (1965) — тетралабратный.

## VI. Заключение

Изучение развития устьиц у *Marcgraviaceae* и привлечение новых данных по онтогении устьиц из литературы показало, что классификационную таблицу онтогенетических типов, предложенную Пантом в 1965 г., необходимо дополнить рядом новых типов.

В классификации Панта мезоперегенная группа подразделяется на три типа, мезогенная на четыре подгруппы (унилабратная, долабратная, трилабратная и тетралабратная), из которых только долабратная группа подразделяется на три типа. Таким образом, Пант выделяет 10 основных онтогенетических типов устьиц. Новые данные по онтогении устьиц в современной литературе явились толчком к составлению новой классификации, в которой выделяется по крайней мере 26 типов (возможность введения новых типов предусмотрена), что, соответственно, потребовало изменения терминологии.

Перигенная группа, которая не была подразделена Пантом, сейчас подразделяется на шесть типов: аперигенный, моноперигенный, диперигенный, тетраперигенный, гексаперигенный и полиперигенный. Первая часть в этих терминах указывает на число перигенных соседних клеток или побочных клеток, окружающих замыкающие клетки.

[1] Мы считаем необходимым отметить, что логическим следствием этого является определение вышеупомянутыми авторами перигенных аномоцитных устьиц как устьиц с неопределенным числом недифференцированных побочных клеток (Rohweder и др., 1971 : 283), что противоречит общепринятому пониманию этого типа, устьица которого лишены побочных клеток, а окружены соседними клетками, независимо происходящими из протодермы (по новой терминологии, аперигенный тип).

Мезоперигенная группа увеличена до девяти типов: аномо-, диа-, геми-, пара-, эуполо-, кополо-, анизо-, сторо-, цикло- и пара-мезоперигенный. Все эти префиксы указывают на один из известных морфологических типов взрослых устьиц. Этот же принцип использован в выборе названий для 11 типов, на которые подразделена мезогенная группа: десмо-, эупери-, копери-, дуплопери-, диа-, пара-, цикло-, аллело-, анизо-, гелико- и тетра-мезогенный.

Пант (1965 : 9) отметил серьезные трудности при использовании названий типов взрослых устьиц для типов развития, что сделали Веск (1889) и Флорин (1933). Меткаф и Чок (1950 : XV) уже выбрали новые термины для взрослых устьиц, «лишенные какого-либо таксономического или онтогенетического смысла». Предлагаемая измененная терминология для онтогенетических типов имеет то преимущество, что по названию каждого типа можно заключить не только об онтогенетическом способе, посредством которого образуется устьице, но также о природе взрослого устьица. Таким образом устранен разрыв между морфологической и онтогенетической классификациями.

Введены два важных отличия от классификации и определений Панта: 1) изменено определение мезоперигенного типа (допускается, что более чем одна соседняя или побочная клетка может быть мезогенной), 2) мезопарацитный тип подразделяется на пара-мезогенный и пара-мезоперигенный типы (у второго типа не все окружающие клетки являются мезогенными).

Все онтогенетические типы устьиц и основные стадии их развития изображены на схематических рисунках, а также даны сводные таблицы трех основных категорий новой классификации. Все это позволяет наглядно представить все разнообразие типов и ход их развития в определенной системе и лучше оценить предложенные нововведения.

Русская научная литература, к сожалению, мало известна авторам, а в тех случаях, когда она известна, она игнорируется ими. Хотя еще в 1956 г. А. Я. Штромберг выделила новый тип устьиц, названный ею энциклоцитным, Фринс-Классенс и Ван Коттем, игнорируя это обстоятельство, пользуются термином циклоцитный, предложенным Стейсом в 1963 г., высказывая сомнение в необходимости применения правила приоритета; но речь идет не о формальном правиле приоритета, а об элементарном уважении к работам своих предшественников.

Определение мезогенного способа развития устьиц, введенное Флорином (1933), не претерпевало изменений у последующих авторов (Pant, 1965; Stace, 1965) вплоть до самого последнего времени (Payne, 1970; Rohweder и др., 1971; Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973), когда оно было существенно ограничено вследствие уточнения понятия мезоперигенного типа. Некоторые попытки в этом направлении были предприняты Пэйном в 1970 г., который подчеркнул, что у истинно мезогенного типа устьиц все окружающие их клетки происходят из того же самого меристемоида, что и замыкающие клетки. Однако четкого определения мезоперигенного типа устьиц он не дал, хотя эти понятия взаимосвязаны. Не ссылаясь на Пэйна, Фринс-Классенс и Ван Коттем внесли ясность в понимание этих терминов. По классической терминологии при мезогенном развитии устьиц допускалось наличие обычных клеток (перигенных по происхождению), окружающих замыкающие клетки, наряду с мезогенными побочными клетками. Эта категория по новой терминологии относится к мезоперигенному типу. Так, устьичный аппарат *Magnoliaceae*, мезогенный по Панту (Pant, Gupta, 1966), следует классифицировать как мезоперигенный (Rohweder и др., 1971). Однако в сем. *Magnoliaceae* наблюдался исключительно истинный мезогенный тип устьиц у родов *Pachylarnax* и *Tsoongiodendron* (Baranova, 1972). В связи с этим интересно отметить, что у некоторых представителей магнолиевых одновременно с устьицами, полностью окруженными побочными клетками, в значительно большем числе наблюдались устьица, замыкающие клетки которых окружены, помимо побочных клеток, обычными эпидермальными клетками (Баранова, 1971). Эти данные вызывают необходимость дальнейшего обсужде-

ния объема понятия мезогенного типа, тем более, что аналогичное явление было описано для *Centrospermae* и *Polygonales* (Inamdar, 1969 : 547). В любом случае желательно избегать изменения принятых названий типов устьиц до окончательной разработки их классификации.

Наша стоматографическая литература не богата такими обобщающими работами, как рассматриваемая, которая, безусловно, представляет ценность как фундамент для любых стоматографических исследований.

Эта статья была уже сдана в печать, когда вышла в свет работа М. Д. Голышевой (1974), посвященная парацитному устьичному типу. К сожалению, работа Фринс-Классенса и Ван Коттема, опубликованная за год до статьи М. Д. Голышевой, осталась ей неизвестна. В ее работе также разграничены мезогенный парацитный тип и мезоперигенный парацитный тип устьиц, хотя автор вкладывает в эти понятия несколько иное содержание, чем Фринс-Классенс и Ван Коттем: к мезогенному парацитному типу М. Д. Голышева относит не только устьица, замыкающие клетки которых полностью окружены побочными или, как она их неудачно называет, «вспомогательными» клетками, имеющими общие стенки, но также такие устьица, у которых побочные клетки не имеют общих стенок, а лишь встречаются друг с другом на устьичных полюсах.

Как известно, Пант (Pant, Mehra, 1965) устьица *Borreria* и *Oldenlandia* (*Rubiaceae*), у которых побочные клетки соприкасаются друг с другом на полюсах, считал мезогенными, подчеркивая различия в структуре побочных клеток этих устьиц и устьиц *Drimys* (Bondeson, 1952) и *Linum* (Paliwal, 1961), у которых побочные клетки не достигают полюсов и поэтому к одному или обоим полюсам примыкают перигенные соседние клетки. Фринс-Классенс и Ван Коттем (Fryns-Claessens, Van Cotthem, 1973 : 105), в отличие от Панта, рассматривают развитие устьичного аппарата как *Drimys* и *Linum*, так и *Borreria* и *Oldenlandia* как мезоперигенное или в соответствии с предлагаемой ими новой классификацией как пара-мезоперигенное. Однако вопрос, к какому типу развития — мезогенному или мезоперигенному — относятся устьица, побочные клетки которых смыкаются на полюсах, требует детального исследования. Работа М. Д. Голышевой представляет определенный интерес, но, к сожалению, она грешит рядом терминологических неточностей и досадными ошибками в цитировании иностранных авторов и транслитерации их фамилий.

## ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. А. (1971). Сравнительно-стоматографическое исследование *Magnoliaceae* и близких семейств. Дисс., БИН АН СССР. — Голышева М. Д. (1974). О парацитном устьичном типе в листьях покрытосеменных. Бюлл. МОИП, отд. биол. 4. — Штромберг А. Я. (1956). К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений. Сб. тр. Тбилисск. н.-и. хим.-фарм. инст., VIII.— Bailey J. W., C. G. Nast. (1945). Morphology of *Trochodendron* and *Tetracentron*. I. Stem, root and leaf. J. Arn. Arbor., 26. — Baranova M. (1972). Systematic anatomy of the leaf epidermis in the *Magnoliaceae* and some related families. Taxon, 21 (4). — Bir B., T. Rajagopal, N. Ramayya. (1971). Studies on the structural and developmental variation and distribution of stomata in the *Rubiaceae*. Bot. J. Linn. Soc., 64. — Bondeson W. (1952). Entwicklungsgeschichte und Bau der Spaltöffnungen bei den Gattungen *Trochodendron* Sieb. et Zucc., *Tetracentron* Oliv. und *Drimys* J. R. et G. Forst. Acta Hort. Berg., 16. — Van Cotthem W. (1968). Vergelijkend-morfologische studie van de stomata bij de *Filicopsida*. Doct. Proefschrift. Gent. — Van Cotthem W. (1970a). Comparative morphological study of the stomata in the *Filicopsida*. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. (Bull. Nat. Plant. Belg.), 40. — Van Cotthem W. (1970б). A classification of stomatal types. Bot. J. Linn. Soc. (London), 63, 3. — Florin R. (1931). Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordaitales*. Köngl. Sv. Vet.-Akad. Handl., ser. 3, 10(1). — Florin R. (1933). Studien über die *Cycadales* des Mesozoikums. . . Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der *Bennettitales*. Köngl. Sv. Vet.-Akad. Handl., 12. — Fryns-Claessens E., W. Van Cotthem. (1965). Stomatastructuur bij de *Marcgraviaceae*. Biol. Jaarb. Dodonaea, 33. — Fryns-Claessens E., W. Van Cottem. (1973). A new classification of the ontogenetic types of stomata. — Giesenhagen K. (1901). Die Farngattung *Niphobolus*. — Guyot M. (1966). Les stomates des Ombellifères. Bull. Soc. Bot. France, 113, 5—6. — Guyot M. (1971). Phylogenetic and systematic value of stomata of the *Umbelliferae*. Bot. J. Linn. Soc. (Suppl. 1), 64. — Hildebrand F. (1866). Ueber die Ent-

wicklung der Farnkraut-Spaltöffnungen. Bot. Ztg. 24. — H u m b e r t Cl., M. G u y o t. (1969). Le dévéloppement des stomates adétostomes *d'Anemia rotundifolia* Schrad. (Famille des Schizéacées). C. r. Acad. Sci. (Paris), 268. — I n a m d a r J. A. (1969). Epidermal structure and stomatal ontogeny in some *Polygonales* and *Centrospermae*. Ann. Bot., 33. — I n a m d a r J. A. (1970). Epidermal structure and ontogeny of caryophyllaceous stomata in some *Acanthaceae*. Bot. Gaz., 131 (4). — I n a m d a r J. A., R. C. P a t e l. (1970). Epidermal structure and normal and abnormal stomatal development in vegetative and floral organs of *Plumbago zeylanica* L. Flora, 159. — M a r o t i I. (1958). Untersuchung der Epidermis von *Pteropsida*-blatt mit besonderer Rücksicht auf die einheimischen Arten. Acta Biol. (Szeged), IV (3—4). — M a r o t i I. (1961). Untersuchung der Entwicklung der Epidermis des *Psilotinae*-und des *Filicinae*-Blattes und der Entwicklung der Stomas. Acta Biol. (Szeged), VII (3—4). — M a r o t i I. (1966). Development of the *Tmesopsida* and *Pteropsida* leaves and histogenesis of the epidermis. Acta Biol. (Szeged), XII (3—4). — M e t c a l f e C. R., L. C h a l k. (1950). Anatomy of the dicotyledons. — M i c k e l J. T. (1962). A monographic study of the fern genus *Anemia*, subgenus *Coptophyllum*. Iowa State J. Sci., 36 (4). — M i c k e l J. T., N. R. L e r s t e n. (1967). Floating stomates (adetostomy) in ferns: distribution and ontogeny. Am. J. Bot., 54 (9). — N a p p - Z i n n K. (1966). Anatomie des Blattes. I. Gymnospermen. In Linsbauer: Handbuch der Pflanzenanatomie. VIII, 1. — O u d e m a n s M. (1866). Sur l'origine des stomates de quelques espéces *d'Aneimia*. Bull. Congr. Int. Bot. Hort. — P a l i w a l G. S. (1961). The development of stomata in *Linum usitatissimum* L. Curr. Sci., 30. — P a l i w a l G. S. (1965). The development of stomata in *Basella rubra* L. Phytomorphology, 15(1). — P a l i w a l G. S. (1966). Structure and ontogeny of stomata in some *Caryophyllaceae*. Phytomorphology, 16. — P a l i w a l G. S. (1969). Stomatal ontogeny and phylogeny. I. Monocotyledons. Acta Bot. Neerl., 18 (5). — P a n t D. D. (1965). On the ontogeny of stomata and other homologous structures. Plant Sci., Ser. Allahabad., I. — P a n t D. D., R. B a n e r j i. (1965). Structure and ontogeny of stomata in some *Piperaceae*. J. Linn. Soc. Bot. (London), 59. — P a n t D. D., K. L. G u p t a. (1966). Development of stomata and foliar structure of some *Magnoliaceae*. J. Linn. Soc., Bot. (London), 59. — P a n t D. D., P. K. K h a r e. (1969). Epidermal structure and stomatal ontogeny in some eusporangiate ferns. Ann. Bot., 33 (132). — P a n t D. D., B. M e h r a. (1963). Development of Caryophyllaceous stomata in *Asteracantha longifolia* Nees. Ann. Bot., 27 (108). — P a n t D. D., B. M e h r a. (1965). Ontogeny of stomata in some *Rubiaceae*. Phytomorphology, 15 (3). — P a t e l R. C., J. A. I n a m d a r. (1971). Structure and ontogeny of stomata in some *Polemoniales*. Ann. Bot., 35. — P a y n e W. W. (1970). Helicocytic and allelocytic stomata: unrecognized patterns in the *Dicotyledonae*. Amer. J. Bot., 57 (2). — P o r s c h O. (1905). Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. — P r a n t l K. (1872). Die Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen. Flora, 55. — P r a n t l K. (1881). Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. II. Die Schizaeaceen. — P r a t H. (1960). Vers une classification naturelle des Graminées. Bull. Soc. Bot. Fr., 107 (1—2). — P r o b s t W. (1971). Vergleichende Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen bei Farnen. Diss. Univ. Tübingen. — R a m a y y a N., B. R. R a o. (1968). On the classification of certain angiosperms stomata. Curr. Sci., 37 (23). — R a u t e r J. (1870). Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen von *Aneimia* und *Nipholobus*. Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark, II, 11. — R o h w e d e r O., R. S c h l u m p f, K. K r a t t i n g e r. (1971). Anmerkungen zum diacytischen Spaltöffnungstyp und zur taxonomischen Bedeutung der Spaltöffnungen im allgemeinen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 84 (5). — S t a c e C. A. (1963). Cuticular patterns as an aid to plant taxonomy. Ph. D. thesis (London). — S t a c e C. A. (1965). Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bull. Brit. Mus., Bot., 4. — S t r a s b u r g e r E. (1866—1867). Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. Jahrb. Wiss. Bot., 5. — T o g n i n i P. (1897). Contribuzione allo studio della organogenie comparata degli stomi. Att. Inst. Bot. Univ. Pavia, 4. — T o m l i n s o n P. B. (1969). Anatomy of the Monocotyledons. III. *Commelinales—Zingiberales*. — V e s q u e J. (1889). De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. Bull. Soc. Bot. Fr., 36.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 24 V 1974.

---

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 581.331.2 : 582.42/.47+582.5/9

**M. Van Campo et B. Lugardon.** Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollen de quelques Gymnospermes et Angiospermes, 1973. Pollen et Spores, v. XV, № 2, стр. 171—187. **М. Ван Кампо и Б. Люгардон.** Зернистая подпокровная структура эктекзины пыльцы некоторых *Gymnospermae* и *Angiospermae*, 1973)

L. A. KUPRIANOVA. (A REVIEW)

Как известно, структурные особенности оболочки пыльцы и спор являются очень существенными признаками, имеющими филогенетическое значение.

Применение электронных микроскопов, сканирующего и трансмиссионного, в палинологии способствовало выявлению новых субмикроскопических структур в оболочке пыльцы и спор. Полученные данные изменяют представления о строении оболочки, сложившиеся при работе со световым микроскопом.

В рецензируемой статье авторы рассматривают три основных типа структуры эктэкзины, лежащие под покровом — колумеллярный (стерженьковый), альвеолярный и зернистый.

1. Колумеллярная структура наиболее часто встречается у покрытосемянных, тогда как у голосеменных известна пока только у *Classopollis*, пыльца которого принадлежит к группе *Cheirolepidaceae* (ископаемые голосеменные). Колумеллярная структура состоит из маленьких колонок спорополленина. Головки колонок, сливаясь, составляют покров, а основания их — подстилающий слой, примыкающий к эндэкзине. Колонки видны в световом микроскопе.

2. Альвеолярная структура наблюдается особенно отчетливо у пыльцы сем. *Abietaceae*, характеризуется наличием перегородок спорополленина, расположенных под покровом, альвеолы могут быть закрытыми и открытыми. Альвеолярная структура видна в световом микроскопе, но особенно отчетливо прослеживается в сканирующем.

3. Зернистая структура представлена сферическими зернами спорополленина под покровом, образующими слой иногда значительной толщины. Эта структура обнаруживается только с помощью электронного микроскопа. В некоторых случаях она также может быть видна и в световом микроскопе, например у видов *Apocynaceae*, пыльцевые зерна которых имеют очень большие размеры. Замечательные микрографии зернистой структуры были опубликованы Афзелиус (Afzelius-Gullväg, 1956, 1966). На микрографиях ультратонких срезов оболочек *Ephedra*, *Welwitschia* и *Gnetum* ясно видны сферические зерна, расположенные под наружной ламеллей.

Таким образом, у современных голосеменных есть по крайне мере две основных структуры — одна альвеолярная, другая зернистая; причем альвеолярная, встречающаяся у голосеменных, по-видимому, не встречается у покрытосемянных. Зернистая же структура, как указывают авторы, та, которая присуща *Gnetales*, может находиться и у покрытосемянных, например у многих сережкоцветных: *Betula*, *Ostrya*, *Carpinus*, *Alnus*, *Myrica*, *Casuarina*, *Carya*, *Juglans*, *Rhoiptelea*. Что касается пыльцы порядка *Urticales*, то вопрос остается пока открытым, хотя существует указание на наличие гранулярной структуры у пыльцы рода *Urtica* (Ueno, 1963). Как бы то ни было, пишут авторы статьи, нельзя не поразиться тем фактом, что в большинстве своем таксоны, имеющие в экзине зернистые структуры относятся к сережкоцветным. Уже давно некоторые ботаники отмечали у сережкоцветных общие черты с голосеменными (Leroy, 1949; Lignier et Tison, 1912, и др.).

Сем. *Hamamelidaceae*, часто сближаемое систематиками с сережкоцветными, в свете новых данных отчетливо обособляется от ядра «зернистоструктурных» сережкоцветных (*Casuarinales*, *Myricales*, *Juglandales* и *Rhoipteleales*.).

Большая «фила» уже вымерших покрытосемянных, широко распространенных и обильно представленных в верхнемеловое и нижнетретичное время, называемая по искусственной системе *Normapollis*, как оказалось, также имеет зернистую структуру экзины пыльцевых зерен. Недавними электронно-микроскопическими исследованиями было выявлено наличие зернистого слоя у пыльцы нескольких ископаемых родов этой группы (Kedves, Hegedus, Pardutz, 1972; Kedves, Pardutz, 1973). На связь пыльцы сережкоцветных с пыльцой группы *Normapollis* указывали и раньше (Pflug, 1953; Гладкова, 1956; Заклинская, 1963; Куприянова, 1963). Сходство обширной ископаемой группы *Normapollis* с сережкоцветными, выявленное в зернистой ультраструктуре их пыльцы, имеет большое филогенетическое значение и подтверждает мнение о том, что сережкоцветные в прошлом были более многообразны.

Кроме сережкоцветных, зернистая экзина обнаружена у пыльцы *Onagraceae* и у некоторых однодольных, в частности у пыльцы *Araceae* и, как-будто, также у пыльцы *Piperaceae* (Ueno, 1963). Интересным фактом является то, что пыльца сем. *Annonaceae* также имеет зернистый слой, который отчетливо просматривается у пыльцевых зерен рода *Piptostigma* из подсем. *Fusaeae*. Судя по работе Уолкера (Walker, 1971), пыльца всех представителей этого подсемейства при исследовании ее со световым микроскопом не обнаруживает наличия стерженькового слоя, и можно предположить, что она обладает зернистой структурой. Последнее должно указывать на филогенетическую изоляцию подсем. *Fusaeae*.

В заключение статьи авторы справедливо указывают, что существующие до сих пор догматические представления о структуре экзины затрудняют исследователей. Точные представления о различиях в структурах оболочки могут содействовать разрешению проблемы моно- или полифилетического происхождения покрытосемянных растений.

Однако некоторые вопросы, затронутые в статье, и особенно выводы о связях сережкоцветных и голосеменных нам представляются еще недостаточно ясными и обоснованными. Известно, что оболочки пыльцевых зерен сережкоцветных не имеют ламеллятного слоя, характерного для голосеменных, зернистый же слой сережкоцветных очень своеобразен. Действующие апертуры пыльцы сережкоцветных экваториальные, как и у большинства двудольных, в то время как у голосеменных всегда полярные.

Неосновательным представляется нам называть покровом слой, лежащий выше альвеолярного и зернистого слоев, так как покров является частью колумеллярной экзины. Эрдтман (Erdtman, 1952) первый предложил термин покров (tegillum) для слоя, который превышает зону бакул (стерженьков). Судя по описанию и изображению, помещенному в его книге, покров образован слившимися головками стерженьков. Что же касается подстилающего слоя (footlayr, pedicularium), который был описан позднее, то этот слой, так же как и покров, относится к стерженьковой экзине и представляют собой слившиеся расширенные основания стерженьков. Электронные микрографии по онтогенезу оболочки пыльцы показали, каким образом и на каких стадиях развития пыльцы закладываются покров и подстилающий слой (Echlin, 1968, 1969). Видимо, необходимо отличать покров и подстилающий слой альвеолярной и зернистой структуры от таковых колумеллярной.

Что касается зернистой структуры, широко распространенной во всех крупных группах сосудистых растений, то она не одинаковая как по своей топографии, так и по размерам самих зерен. Например, у пыльцы *Agathis*, зернистый слой является наружным, а у *Gnetales* он лежит прямо на ламеллятном слое, возможно, под верхней ламеллой, как указывает Гульвёг (Gullväg, 1966), т. е. находится в эндэкзине. У сережкоцветных зернистый слой расположен между двумя слоями и отлично красится основным фуксином, что свидетельствует о его принадлежности к эктэкзине (сэкзине). У спор папоротников тоже имеется зернистый слой, например у *Shizaeaceae* он лежит под гомогенным слоем, внутри ребер и виден в световой микроскоп (Erdtman, 1957). У пыльцевых зерен *Piptostigma* зернистый слой находится в основании оболочки. У пыльцы *Larix* и *Pseudotsuga*, наоборот, он является самым верхним слоем (Gullväg 1966; Мейер, 1973). По видимому, наиболее интересные результаты следует ожидать от онтогенетических исследований пыльцы, обладающей зернистым слоем.

Статья Ван Кампо и Люгардона очень своевременна, она затрагивает основные вопросы морфологии пыльцы и спор, подытоживает достижения в области электронного микроскопирования и заставляет задуматься о проблемах эволюции крупных групп сосудистых растений.

*Л. А. Куприянова.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 3 IV 1974.

---

# ХРОНИКА

УДК 006.9 : 58 : 006.12 : 001(477)

Д. Н. Доброчаева, Б. В. Заверуха, Л. М. Сипайлова

## НОВЫЕ ЭКСПОЗИЦИИ БОТАНИЧЕСКОГО МУЗЕЯ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ ИМ. Н. Г. ХОЛОДНОГО АН УССР

D. N. DOBROCHAEVA, B. V. ZAVERUKHA, L. M. SIPAILOVA. NEW EXPOSITIONS OF THE BOTANICAL MUSEUM OF THE N. G. KHOLODNY BOTANICAL INSTITUTE ACADEMY OF SCIENCES OF THE UKRAINIAN S. S. R.

В мае 1969 г. к 50-летию Академии наук Украинской ССР была открыта для посетителей экспозиция первой очереди Ботанического музея Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, которая занимает площадь 540 м$^2$ и состоит из разделов «Растительный мир Украины», «Охрана природы» и «Ботаническая наука на Украине».

Многочисленные посетители музея — специалисты и неспециалисты — дали высокую оценку содержанию и художественному оформлению подготовленной экспозиции. Все три раздела экспозиции, основные принципы и методы ее создания уже описаны (Доброчаева и др., 1968, 1970, 1972; Ввриш, Морозова, 1972).

Получив в 1969—1970 гг. дополнительные экспозиционные площади — около 1000 м$^2$, коллектив сотрудников музея в составе двух старших, двух младших научных сотрудников, восьми человек научно-вспомогательного персонала приступил к переоборудованию помещений и сооружению металлических и деревянных конструкций для будущей экспозиции и прежде всего к разработке общего плана построения экспозиций второй очереди ботанического музея, планов создания и эскизных проектов каждой витрины, стенда, диорамы, биогруппы, а также к накоплению новых материалов и их обработке.

С целью сбора натурных экспонатов, составляющих основное ядро экспозиции, и получения оригинальных, научно полноценных цветных и черно-белых фотоснимков, в 1968—1973 гг. сотрудники музея неоднократно выезжали в различные регионы Советского Союза. Постоянными участниками почти всех экспедиций были авторы настоящего сообщения. Следует назвать наиболее интересные из них: в 1968 г. — на Кольский полуостров и побережье Белого моря (П. Е. Ввриш). В 1969 г. — в зону тундры и лесотундры по маршруту Воркута—Полярный Урал—Лабытнанги—Норильск—Талнах—Дудинка (Б. В. Заверуха, Л. М. Сипайлова, Л. Д. Морозова, В. Н. Бондаренко). В 1970 г. — в зону пустынь по маршруту Киев—Красноводск—Казанджик—Ашхабад—Бахардок—Репетек—Кушка—Бадхызский заповедник—Серахс (Д. Н. Доброчаева, Заверуха, Сипайлова, З. С. Смирнова, Бондаренко). В 1971 г. — в горы Средней Азии по маршруту Алма—Ата—Фрунзе—оз. Иссык-Куль—Аксу-Джабаглинский заповедник—Ташкент—Душанбе—Алайская долина—Сары-Челекский заповедник (Заверуха, Смирнова, В. М. Мокринский). В 1972 г. были осуществлены экспедиции в Бадхызский заповедник, Талыш и на Малый Кавказ (Заверуха, Сипайлова, Смирнова, Ю. В. Меньшов), в Большеземельскую тундру (Доброчаева, Заверуха, Смирнова, Морозова) и на Байкал (Доброчаева, Сипайлова, И. И. Ильющенко, Г. А. Костюченко). В 1973 г. проведена экспедиция на Кавказ (Заверуха, Смирнова, Вавриш).

В 1968—1972 гг. было немало экспедиционных выездов в различные районы Украины, чаще всего на Карпаты, в Крым, Полесье, степь (Доброчаева, Заверуха, Сипайлова, Вавриш, Смирнова, Морозова). Кроме того, два сотрудника Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (Сипайлова и В. С. Ткаченко) в 1973 г. приняли участие в девятом рейсе научно-исследовательского судна «Дмитрий Менделеев» по тропическим островам Тихого океана с заходом в Мексику с целью сбора материала для экспозиции ботанического музея.

Проведенные экспедиции позволили собрать большие коллекции (более 10 000 листов гербария), а также множество интересных материалов, предназначенных специально для экспозиции: объемно засушенные травянистые растения и ветви деревьев, отрезки стволов древесных пород, целые дернины растительного покрова для диорам и биогрупп, отображающих растительные группировки.

Участники экспедиций привезли также немало цветных и черно-белых фотографий различных ландшафтов, растительных группировок и видов растений. Эти снимки органически входят в состав экспозиции, являясь ценными научно достоверными документами состояния и особенностей растительного покрова определенных регионов.

Большой объем подготовительных работ позволил накопить достаточное количество полноценных материалов для создания вполне оригинальной экспозиции, посвященной показу особенностей растительного мира различных регионов Советского Союза и земного шара вообще. В экспозициях музея показаны основные группы растительного мира и экспонирована выставка «Растения в жизни человека».

В 1973 г. сотрудники музея совместно с художниками Художественного фонда УССР (ведущий художник И. А. Хорошунова) приступили к созданию экспозиций второй очереди. Согласно рабочему плану, экспозиции следовало подготовить к концу 1973 г. Однако в связи с созывом V съезда Всесоюзного ботанического общества в Киеве было решено ускорить работы, и ко дню открытия съезда — 5 сентября 1973 г. — экспозиция была готова. Приводим ее краткое описание.

Вновь созданная экспозиция занимает три больших зала общей площадью 780 м². Первый зал площадью 295 м² является продолжением прежней экспозиции (разделов «Растительный мир Украины», «Охрана природы»). В нем дан обзор систем растительного мира, представлены основные группы растительного мира, материалы по анатомии, морфологии цветковых растений и практическому значению растений в жизни человека.

Открывается экспозиция большим стендом — схемой филогенетических связей между отделами растительного мира по Д. К. Зерову (1972). Далее идет витрина, посвященная первичноядерным прокариотическим организмам — *Procaryota* (бактериям и синезеленым водорослям). Микрофотографии и цветные рисунки бактерий и синезеленых водорослей сопровождаются сжатыми характеристиками; в колбах, пробирках и чашках Петри зафиксированы колонии этих микроорганизмов.

За нею представлены эукариотические организмы — *Eucaryota*. По водорослям собраны цветные рисунки и натурные экспонаты, вся экспозиция содержит краткие текстовые характеристики. Представлены такие отделы· *Chrysophyta*, *Xanthophyta*, *Diatomophyta*, *Pyrrophyta*, *Cryptophyta*, *Euglenophyta*, *Chloromonadophyta*, *Chlorophycophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta*.

На двух щитах графически изображены основные типы полового процесса у водорослей и схема типов развития зеленых, бурых и красных водорослей. В центре этого раздела помещен фотовитраж (3.5 × 1.2 м), показывающий дно моря с бурыми водорослями. Оживляют экспозицию и улучшают восприятие материала две биогруппы. Одна из них изображает дно пресноводного водоема с зарослями камыша, тростника, кубышек и пресноводных водорослей, другая — дно северного моря с крупными бурыми и красными водорослями.

Раздел обширной группы грибов открывается большим щитом с характеристикой грибов и их системой по Гейманну (Gäumann, 1964). В четырех витринах показаны различные классы и порядки грибов. Витрины заполнены не только цветными рисунками и фотографиями, но и множеством интересных натурных экспонатов. На трех щитах изображены циклы развития представителей различных групп грибов: *Phytophthora infestans* De Bary, *Plasmopara viticola* Berl. et de Toni, *Exidia glandulosa* Fr., *Ustilago zeae* (Been.) Unger, *Puccinia graminis* Pers., *Eremascus fertilis* Stopp., *Claviceps purpurea* Tul., *Otthia coggigrie* Zer.

В центре раздела размещен фотовитраж, показывающий сосновый лес с грибами; живописно выглядят две биогруппы: сосновый лес с характерными шляпочными грибами и широколиственный лес с участием дуба, березы и множеством видов грибов.

Следующие две витрины посвящены лишайникам. Показаны различные морфологические структуры этой специализированной группы низших растений, дана их общая характеристика, рассмотрены анатомия и размножение. Витрины насыщены натурными экспонатами, цветными рисунками, фотографиями. Оживляют экспозицию две биогруппы: ассоциации накипных лишайников на гранитных обнажениях заповедника «Каменные могилы» и бородатые лишайники на ветвях ели в горном лесу. Завершает раздел щит со схемой филогенетических связей лишайников по А. Н. Окснеру и схемой жизненного цикла лишайников.

Далее представлены мохообразные. Показаны основные классы этой группы растений, дана их характеристика. В витринах много цветных рисунков и натурных экспонатов, а на щите дана схема филогенетических связей мохообразных по Д. К. Зерову, показан цикл их развития.

Следующие витрины посвящены *Psilotophyta*, *Lycopodiophyta* и *Equisetophyta*. Здесь даны цветные рисунки, фотографии, краткие характеристики этих групп растений и различные натурные экспонаты. На щите показана схема филогенетических связей плауновых по Новаку (Novak, 1972), циклы развития *Lycopodium* и *Selaginella*. Еще одна витрина посвящена показу различных групп *Polypodiophtya*. Здесь экспонируются цветные фотографии и объемно засушенные различные виды папоротников. На большом щите показаны схемы филогенетических связей хвощеобразных по Новаку (1972), цикл развития *Equisetum*, а также схема филогенетических связей главных семейств лептоспорангиальных папоротников по А. Л. Тахтаджяну (1956) и цикл развития *Dryopteris*. В центре раздела находится фотовитраж с увеличенным изображением *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Дополняют экспозицию две биогруппы: увлажненный участок с группами хвощей и плаунов и группа различных папоротников.

Раздел *Pinophyta* (*Gymnospermae*) открывается большим щитом со схемой филогенетических связей этой группы по Новаку (1972) и циклом развития *Pinus* В одной

витрине представлены сем. *Cycadaceae* и *Ginkgoaceae*, в другой — *Podocarpaceae*, *Araucariaceae* и *Taxaceae*. Наконец, третья витрина показывает разнообразие представителей сем. *Pinaceae*, *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*. Прекрасно выполненные художниками цветные рисунки и краткие текстовки рассказывают об *Ephedra distachya* L., *Gnetum gnemonoides* Brongn. и *Welwitschia mirabilis* Hook. Витрины заполнены цветными фотографиями, рисунками и натурными экспонатами — объемно засушенными ветками хвойных пород, шишками, семенами. В центре раздела находится большой фотовитраж с изображением тянь-шаньского елового леса и две биогруппы: древнереликтовое растение *Ginkgo biloba* L. вместе с *Cycas revoluta* Thunb. и участок горного елового леса. На этом заканчивается экспозиция левой стороны зала.

Экспозиция правой стороны зала начинается с рассмотрения внутреннего строения цветковых растений. Здесь дано большое схематическое изображение клетки в разрезе с внутренней подсветкой, микрофотографии органелл клетки, показаны основные фазы клеточного деления и анатомическое строение различных органов.

Далее показана морфология основных органов цветковых растений и их видоизменения. В пяти витринах охарактеризованы множеством цветных рисунков, фотографий, натурными экспонатами: корень, стебель, лист, цветок и плод.

Две следующие витрины рассказывают о системах цветковых растений; показаны утилитарные, искусственные, естественные и эволюционные или филогенетические системы. Даны текстовые характеристики различных периодов систематики растений, портреты наиболее выдающихся создателей систем, репродукции титульных листов их работ и графически изображены некоторые филогенетические системы.

Раздел экспозиции, посвященный *Magnoliophyta*, открывается витриной с общей характеристикой покрытосемянных. Показан цикл развития покрытосемянного растения, схемы происхождения цветка, строения андроцея и гинецея, двойного оплодотворения, подчеркнуто различие между двумя классами магнолиеподобных: *Magnoliatae* и *Liliatae*. Далее экспонируется большой щит (3.6 × 3 м) со схемой филогенетических связей между порядками цветковых растений по А. Л. Тахтаджяну (1966). Схема выполнена с большим художественным мастерством, цветные рисунки представителей всех основных порядков, изображенных на схеме, делают ее более наглядной, доступной.

В последующих четырех витринах показано разнообразие основных порядков цветковых растений; здесь 30 цветных фотографий и более 80 натурных экспонатов — объемно засушенных растений, передающих форму, фактуру и естественный вид представляемых видов.

В следующих шести витринах расположены дикорастущие полезные растения — некоторые технические, пищевые, дубильные, витаминоносные, красильные и лекарственные. Последним уделено наибольшее внимание (четыре витрины); они сгруппированы по действию на организм человека. Лекарственные растения также засушены объемно, показано лекарственное сырье из растений, есть красочные календари сбора таких растений и кратко охарактеризовано каждое из них. Всего экспонировано более 140 объектов (лекарственных растений и лекарственного сырья).

Завершается экспозиция правой стороны зала витриной с картой мира, где показаны центры происхождения культурных растений по Н. И. Вавилову и охарактеризованы основные из них. Над витринами всей экспозиции помещены фризы с цветным графическим изображением объектов соответствующих тематике витрин, иногда с черно-белыми фотографиями.

Второй зал общей площадью 227 м² (включая площадь двух диорам) посвящен показу растительного мира Советского Союза. Открывается экспозиция картой растительности Советского Союза с границами флористических районов, принятыми во «Флоре СССР». Экспонаты расположены по ходу с севера на юг. Здесь нет, однако, материалов о степях, лесостепи, западных широколиственных и смешанных лесах Карпат и Крыма, поскольку они в той или иной степени рассмотрены в разделе «Растительный мир Украины». Сразу за картой открывается большая объемная диорама с окном 4.3 × 2.7 м и глубиной 3.5 м. В ней показан участок Большеземельской тундры, примыкающий к подножию Полярного Урала. Из больших дернин и сотен объемно засушенных растений создана полная имитация растительного покрова тундры. Прекрасно выполненная художником М. И. Островским живописная часть диорамы передает ощущение дали и воздушной перспективы, а отлично написанные им скалистые берега р. Усы и сама река с ее холодным блеском придают живописность однообразному ландшафту тундры. В правом углу диорамы показан участок каменистой тундры, в центре — бугристой, с группами пушиц, а слева на небольшом склоне — типичная кустарниковая ерниковая тундра.

В первых двух витринах показан растительный мир тундры и лесотундры, кратко описана зона и особенности растительного покрова различных зональных типов тундр, даны красочная карта растительности тундровой зоны, оригинальный меридиональный профиль распределения растительности и почв в Ямальской тундре, а также схематический микропрофиль в ерниковой тундре. 13 цветных фотографий размером 30 × 40 см (в экспозиции музея почти все цветные фотографии имеют такой же размер) отображают общие ландшафты тундры и отдельные виды растений, естественную обстановку в тундре в целом. Почти 30 натурных экспонатов — объемно засушенных растений — дают представление о характерных растениях этой зоны. Здесь представлены: *Papaver dahlianum* Nordh., *Dryas octopetala* L., *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell., *Rubus arcticus* L., *R. chamaemorus* L., *Salix reticulata* L., *S. polaris* Wahl., *S. arctica* Pall., *S. lanata* L., *Betula nana* L., *Thymus subarcticus* Klok. et Schost., *Arctous alpina* (L.) Nied.,

*Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip., *Bartsia alpina* L., *Ledum decumbens* (Ait.) Small, *Eriophorum russeolum* Fries, *E. medium* Anderss и многие другие. Кроме того, показаны многие виды лишайников и некоторые мхи.

Следующие две витрины посвящены особенностям растительного мира тайги. Кратко описаны лесная зона и таежная подзона, представлены карта ботанико-географического районирования тайги, меридиональный профиль распределения растительности и почв Западно-Сибирской низменности, а также схематический профиль распределения растительности в районе оз. Байкал. Девять цветных фотографий знакомят с общим видом тайги и отдельными таежными растениями. В экспозиции представлены ветки и срезы стволов основных лесообразующих пород и некоторые характерные травянистые растения. Здесь можно увидеть *Larix sibirica* Ledeb., *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., *Pinus sibirica* Du Tour, *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и др.

Еще две витрины отображают богатство и разнообразие растительного мира дальневосточных хвойно-широколиственных лесов. Кроме кратких характеристик, здесь помещены карта растительности южной части Дальнего Востока, схематическая объемная профильная диаграмма южноприморского кедрово-широколиственного леса и схема вертикального распределения растительности в южной части Сихотэ-Алиня. Восемь цветных и черно-белых фотографий вводят в мир природы этих лесов. Из натурных экспонатов имеются ветки древесных пород, кустарников, лиан, многие травянистые растения (*Carpinus cordata* Blume, *Betula schmidtii* Regel, *Quercus dentata* Thunb., *Q. mongolica* Fisch. ex Turcz., *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr., *Duschekia maximoviczii* (Call.) Pouzar., *Kalopanax septemlobum* (Thunb.) Koidz., *Tilia amurensis* Rupr., *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *Acer mandshuricum* Maxim., *Actinidia arguta* (Sieb. et Zucc.) Planch., *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., *Aralia continentalis* Kitag., *Campanula punctata* Lam., *Adiantum pedatum* L., *Veronica sibirica* L., *Onoclea sensibilis* L., *Clematis fusca* Turcz. Следует упомянуть объемно засушенный прекрасный экземпляр плодоносящего *Panax schin-seng* Nees. Из других экспонатов интересен большой круговой отрезок пробковой коры *Phellodendron amurense* Rupr. На цветных рисунках изображены оригинальные водные растения, произрастающие на Дальнем Востоке — *Nelumbo komarovii* Grossh. и *Euryale ferox* Salisb.

Далее показан растительный мир южной части Курильских островов. Кроме его краткого описания, в витрине есть две оригинальные полуобъемные схемы вертикального распределения растительности на о. Кунашир и о. Шикотан. Несколько цветных фотографий дополняют экспозицию, в основном представленную множеством натурных экспонатов (*Rhododendron camtschaticum* Pall., *Betula ermanii* Cham., *Toxicodendron orientale* Greene, *Sasa* sp., *Cacalia hastata* L., *Filipendula kamtschatica* (Pall.) Maxim., *Skimmia repens* Nakai, *Ilex rugosa* Fr. Schmidt, *Gaultheria miqueliana* Takeda, *Eubotryoides grayana* (Maxim.) Hara, *Leontopodium kurilense* Takeda, *Magnolia obovata* Thunb., *Arisaema peninsulae* Nakai, *Paeonia japonica* Miyabeet Takeda и др.).

Последующие витрины рассказывают о растительном мире среднеазиатских пустынь. Кратко описаны особенности зоны пустынь в целом и различных типов пустынь, саксауловых лесов и тугаев. Даны карта растительности пустынь Средней Азии, схемы изменения растительных группировок при зарастании песков в Каракумах и распределения туранговых тугаев в поймах пустынных рек. 16 цветных фотографий пустынных ландшафтов, растительных группировок и отдельных видов растений вводят в мир природы пустыни. В витринах много натурных экспонатов — объемно засушенных растений, отрезков стволов древесных и кустарниковых пород, укажем только некоторые виды: *Calligonum setosum* (Litv.) Litv., *C. rubens* Mattei, *Ammodendron karelinii* Fisch. et Mey., *Ephedra strobilacea* Bunge, *Salsola richteri* (Moq.) Kar. ex Litv., *Smirnowia turkestana* Bunge, *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, *Populus diversifolia* Schrenk, *Rheum turkestanicum* Janisch., *Carex physodes* Bieb., *C. pachystylis* J. Gay, *Poa bulbosa* L., *Papaver pavoninum* Schrenk, *Roemeria hybrida* (L.) DC., *Cistanche flava* (C. A. Mey.) Korsch., *Leontice ewersmannii* Bunge, *Alhagi persarum* Boiss. et Buhse, *Psylliostachys suvorovii* (Regel) Roshk., *Lycium ruthenicum* Murr., *Heliotropium arguzioides* Kar. et Kir.

Вне витрин, кроме того, выставлены гигантские соцветия *Ferula badrakema* K.-Pol. и *Dorema aitchisonii* Korov.

Большая диорама показывает весенний ландшафт и растительный мир Бадхызского заповедника в районе обрывов впадины Эр-Ойлан-Дуз. Слева склоны покрыты травостоем из *Poa bulbosa* L. и *Carex pachystylis* J. Gay. Среди них массово цветут *Papaver pavoninum* Schrenk, *Gentiana olivieri* Griseb. и *Handelia trichophylla* (Schrenk) Heimerl. Над травостоем подымается «лес» соцветий *Ferula badrakema*. Вдали на склонах видны фисташковые редколесья *Pistacia vera* L. Справа крутые склоны впадины, с полупустынной растительностью из кустарничков и эндемичной *Ferula badhysi* Korov. Прекрасно написана художниками дальняя часть диорамы — дно впадины с соленым озером в центре. Вода в озере розовая из-за массового развития солоноводной красной водоросли *Dunaliella salina* Teod. Сотни объемно засушенных растений с достоверностью передают особенности и красоту растительного покрова этого оригинальнейшего и самого южного уголка нашей Родины.

Затем в двух витринах показан растительный мир гор Средней Азии. Здесь помимо общей характеристики растительности рассказано о растительном покрове различных высотных поясов. Есть схемы распределения растительности на Туркестанском, Зеравшанском, Гиссарском, Каратегинском хребтах и в Заилийском Алатау. 16 цветных и черно-белых фотографий различных горных ландшафтов, растительных группировок и отдельных видов растений дают наглядное представление об особенностях растительного мира этого горного района.

Множество натурных экспонатов дает возможность ознакомиться с некоторыми наиболее характерными растениями, назовем только некоторые из них: *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge, *Viola altaica* Ker-Gawl., *Primula algida* Adam, *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge, *Hegemone lilacina* (Bunge) Bunge, *Callianthemum alatavicum* Freyn, *Papaver tianchanicum* M. Pop., *Leontopodium ochroleucum* Beauv., *L. fedtschenkoanum* Beauv., *Juglans regia* L., *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey., *Juniperus turkestanica* Kom., *Pulsatilla campanella* Regel et Til., *Atragene tianschanica* Pavl., *Tulipa wilsoniana* Th. Hoog, *T. dasystemon* (Rgl.) Rgl. *Sorbus tianschanica* Rupr., *Malus kirghisorum* Theod. et Fed., *M. niedzwetzkyana* Dieck, *Atraphaxis muschketovii* Krassn., *Acantholimon diapensioides* Bois., *Gypsophila aretioides* Boiss., *Onobrychis echidna* Lipsky.

Растительный мир Кавказа представлен в трех витринах. Описание растительного мира Кавказа в целом, а также различных его поясов и типов, сопровождается красочной картой, дающей общее представление о закономерностях распределения растительности на Кавказе. 25 цветных фотографий показывают горные ландшафты, растительные группировки и отдельные виды растений. Схема вертикального распределения растительности на северном и западном макросклонах Кавказского хребта наглядно иллюстрирует эти общие закономерности. В витринах представлено более 50 натурных экспонатов, характеризующих оригинальный и богатый растительный мир Кавказа. Некоторые из них — *Rhododendron caucasicum* Pall., *Rh. ponticum* L., *Fritillaria lutea* Mill., *Aquilegia olympica* Boiss., *Acer trautvetteri* Medw., *Centaurea fischeri* Willd., *C. cheiranthifolia* Willd., *Aipyanthus echioides* (L.) Stev., *Betula litwinowii* Doluch., *Primula meyeri* Rupr., *P. auriculata* Lam., *P. cordifolia* Rupr., *Scutellaria orientalis* L., *Antennaria caucasica* Boriss., *Veronica gentianoides* Vahl, *Lathyrus roseus* Stev., *Digitalis schischkinii* Ivanina, *Pinus hamata* (Stev.) Sosn., *Picea orientalis* (L.) Link, *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach, *Juniperus communis* L., *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl., *Acer cappadocicum* Gled., *Fagus orientalis* Lipsky, *Castanea sativa* Mill., *Carpinus caucasica* Grossh., *Hedera colchica* (C. Koch) C. Koch, *Philadelphus caucasicus* Koehne.

Наконец, последняя витрина в зале посвящена особенностям растительного мира Колхиды и Талыша. Помимо описаний, здесь экспонируются карты растительности этих двух регионов. Семь цветных фотографий и немало натурных экспонатов, преимущественно объемно засушенных веток характерных древесных пород, отрезки стволов. Для примера назовем некоторые: *Alnus subcordata* C. A. Mey., *A. barbata* C. A. Mey., *Quercus castaneifolia* C. A. Mey., *Hedera pastuchovii* Woronow, *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth, *Ruscus hyrcanus* Woronow, *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey, *Albizzia julibrissin* Durazz., *Ficus hyrcana* Grossh., *Zelkova hyrcana* Grossh. et Jarm. и другие.

Над всеми 15 витринами расположены фризы с 30 черно-белыми фотографиями 120 × 90 см. На этих фотографиях, снятых во время экспедиций, показаны ландшафты и растительные группировки в соответствии с тематикой экспозиции самих витрин, например: «Большеземельская тундра», «Лесотундра в окрестностях Сейды», «Светлохвойная тайга в Прибайкалье», «Общий вид лесов на острове Кунашир», «Мыс Песчаный возле Владивостока», «Полынная пустыня у подножья Кюрен-Дага», «Барханные пески в Юго-Восточных Каракумах», «Туранговые тугаи в пойме реки Мургаб», «Саксауловые леса в Репетекском заповеднике», «Альпийский пояс Гиссарского хребта», «Высокогорные пастбища в Алайской долине», «Ореховые леса на склонах Таласского хребта», «Елово-пихтовые леса в Рицинском заповеднике», «Буковые леса Малого Кавказа», «Широколиственные леса Ленкорани» и др.

Третий зал новой экспозиции общей площадью 258 м$^2$ (вместе с двумя большими диорамами) посвящен растительному миру земного шара (рис. 1). Экспозиция построена в соответствии с флористическим районированием земного шара. Открывается она большой флористической картой Земли (по Тахтаджяну, 1970). В 18 витринах зала показать особенности растительного мира всех флористических областей невозможно, поэтому в экспозиции рассмотрены все флористические царства, а из 35 флористических областей представлены только 20.

Пять первых витрин в этом зале посвящены голарктическому царству. В первой приведено описание царства, схематическая карта его флористического районирования. Натурные экспонаты — объемно засушенные растения — представлены видами, принадлежащими к эндемичным для голарктики семействам. Среди них интересно растение из сем. *Cynomoriaceae* — *Cynomorium songaricum* Rupr., немало видов из сем. *Umbelliferae*, *Rosaceae*, *Betulaceae*, *Cyperaceae*, *Salicaceae*, *Platanaceae* и др. Восемь цветных фотографий растительных ландшафтов и отдельных видов растений дополняют экспозицию и дают общее представление о разнообразии растительности Голарктики.

Атлантическо-Североамериканская флористическая область и область Скалистых гор представлены в двух витринах. Экспонируется карта их растительности, кратко описаны хвойные, широколиственные леса и травянистые пространства — прерии. Цветные снимки, картины и рисунки дополняют экспозицию. Из натурных экспонатов имеются ветки, стволы и шишки многих характерных древесных пород. Для примера назовем некоторые из них: *Sequoia sempervirens* Endl., *Tsuga canadensis* Carr., *Taxodium distichum* (L.) Rich., *Pinus banksiana* Lamb., *P. strobus* L., *P. montezumae* Lamb., *Juniperus virginiana* L., *Liriodendron tulipifera* L., *Liquidambar styraciflua* L., *Tilia americana* L., *Gymnocladus canadensis* Lam., *Rhus radicans* L., *Betula lutea* Michx., *Quercus alba* L., *Q. rubra* L.

Следующая витрина рассказывает о растительном мире Средиземноморской флористической области, охарактеризованной в целом и в части наиболее распространенных типов растительных группировок. Схема вертикального распределения растительности в горах Средиземноморья, цветные фотографии и картины дополняют экспо-



Рис. 1. Общий вид экспозиционного зала «Растительный мир земного шара». В глубине видна диорама «Африканская саванна».

вицию. Натурные экспонаты представлены ветками и отрезками стволов характерных деревьев и кустарников: *Olea europaea* L., *Quercus suber* L., *Q. ilex* L., *Pinus pinea* L., *Laurus nobilis* L., *Nerium oleander* L., *Cercis siliquastrum* L., *Erica arborea* L., *Cupressus sempervirens* L., *Arbutus unedo* L., *Buxus sempervirens* L., *Ceratonia siliqua* L. и др.

Последняя витрина Голарктики посвящена показу особенностей растительного мира Восточноазиатской, или Японско-Китайской флористической области. Здесь даны общая характеристика, цветные фотографии, рисунки. Особенно впечатляет большая фотография с массой цветущих рододендронов и снежной вершиной Фудзиямы на заднем плане. Из растений представлены *Acer palmatum* Thunb., *Picris japonica* (Thunb.) D. Don, *Cinnamomum japonicum* Sieb., *Ginkgo biloba* L., *Rhus verniciflua* Stokes, *Metasequoia glyptostroboides* Cheng et Hu, *Podocarpus macrophyllus* D. Don, *Euryale japonica* Thunb., *Camellia japonica* L., *Podocarpus nageia* R. Br., *Quercus myrsinaefolia* Blume и др.

Особенности растительного мира некоторых областей Палеотропического флористического царства показаны в следующих шести витринах. Первая дает общее представление о палеотрописе. Краткая характеристика, схематическая карта флористических областей, пять цветных картин и ряд объемно засушенных растений вводят зрителя в атмосферу палеотрописа и отображают некоторые особенности этого царства. Здесь можно увидеть *Coffea arabica* L., *C. robusta* Linden, *Nepenthes* sp., *Tectona grandis* L., *Syzygium jambos* (L.) Alston, *Ficus religiosa* L., *F. radicans* Desf., *Musa* sp., *Pterospermum indicum* Schreb., *Dodonea viscosa* (L.) Jacq., *Piper nigrum* L. и др.

Крупноформатная диорама с окном 4.3 × 2.7 м представляет растительный мир африканской саванны в период засухи. Среди просторов саванны с выгоревшим травостоем разбросаны зонтиковидные акации, подымается огромный массивный баобаб — *Adansonia digitata* L. с опавшей листвой и удлиненными плодами на ветках, а на переднем плане стоит дерево — аптека саванн *Sarcocephalus esculentus* Afzel. Вдали в синей дымке величественно подымается над саванной заснеженная вершина Килиманджаро.

Далее представлена Суданско-Замбезийская флористическая область. Общая характеристика, описания наиболее интересных видов, цветные картины и фоторепродукции вводят в мир растений этой области. Интересны плоды *Kigelia africana* Benth., ветки *Acacia senegal* Willd., *A. horrida* Willd., *Adansonia digitata* L., *Ficus sycomorus* L., *Parkia biglobosa* Benth. и др.

Материалы следующей витрины рассказывают о растительности Западноафриканской области дождевых лесов. Кроме общего описания области и характеристик отдельных видов, в витрине представлена профильная диаграмма западноафриканского дождевого леса, показывающая сложную ярусную структуру этих лесов. Большие цветные картины отображают величие и своеобразие тропических лесов, а фоторепродукции рассказывают об эпифитных растениях. В экспозиции можно увидеть *Coffea liberica* Bull. ex Hiern., *Cola acuminata* Schott. et Endl., *C. nitida* Schott. et Endl., *Asplenium nidus* L., *Platicerium angolense* Welw. ex Hook. и др.

Половина следующей витрины посвящена Малезийской флористической области. Помимо характеристик и фоторепродукций, дается большая цветная картина малезийского тропического леса с огромным соцветием *Amorphophallus titanum* Becc. Интересен большой лист пальмы *Caryota mitis* Lour., но наиболее впечатляет изготовленный З. С. Смирновой великолепный муляж цветка *Rafflesia arnoldii* R. Br. на отрезке лианы среди естественного покрова. Вторая половина этой витрины посвящена особенностям Мадагаскарской флористической области. Кроме экспонатов, здесь дана общая характеристика области, фоторепродукции ее ландшафтов. Оригинальная фотография показывает интересное растение *Ravenala madagascariensis* Gmel., на большой картине изображена другая пальма — *Lodoicea maldivica* Pers., экспонируются плоды этой пальмы — самые большие в мире орехи.

Далее показаны материалы о Гавайской и Полинезийской флористических областях. Помимо кратких описаний здесь видим оригинальные черно-белые фотографии. Из экспонатов особо впечатляют большой отрезок ствола и плоды *Cocos nucifera* L., ветка и плод *Artocarpus incisa* L. Есть также образцы *Hibiscus arnottianus* Gray, *Aleurites moluccana* (L.) Willd., *Casuarina equisetifolia* L., *Bidens waianaensis* Sherff, *Erythrina sandwicensis* Deg., *Syzygium malaccensis* (L.) Merr., *Rhyzophora mucronata* Lam. и др.

Последняя витрина палеотрописа посвящена Фиджийской флористической области. Кроме общей характеристики и оригинальных черно-белых фотоснимков, здесь выставлены образцы древовидных папоротников, биогруппы из естественного наземного растительного покрова тропического леса.

Неотропическое флористическое царство представлено в трех витринах. Первая из них посвящена его общей характеристике и отдельно Андийской флористической области. Кроме описаний и схематической карты районирования царства, здесь экспонируются три цветные картины и семь цветных фотографий. Из наиболее интересных экспонатов можно назвать соплодие *Ananas comosus* (L.) Merr., огромный лист и отрезок ствола *Ochroma lagopus* Swartz, лист *Carludovica palmata* Ruiz et Pav., клубни *Dioscorea altissima* Lam., знаменитый кактус с сильным наркотическим действием *Lophophora williamsii* (Lem.) Coult.

Материалы следующей витрины рассказывают об Амазонской флористической области и Гвианском нагорье. Здесь есть черно-белые фотографии, цветная картина амазонского тропического леса и немало натурных экспонатов. Интересны плоды *Theobroma cacao* L., *Carica papaya* L., *Couropita guianensis* Aubl., лист *Victoria cruziana* Orbign., ветви *Bixa orellana* L., *Enterolobium cyclocarpum* Griseb., *Podocarpus lamberti* Klotzsch.

Далее показан растительный мир Карибской флористической области. В этой витрине помимо характеристик, фотографий и цветной картины экспонируются инте-



Рис. 2. Диорама, показывающая мангровые заросли Тихоокеанского побережья.

ресные растения: *Persea americana* Mill., *P. drimifolia* Mez., *Aphelandra sinclairiana* Nees, *Begonia nelumbiifolia* Cham., *Monstera deliciosa* Liebm., *Anthurium andreanum* Lind. и др.

Оригинальному и интересному растительному миру Австралийского флористического царства посвящены две витрины. Здесь даны краткие характеристики всего царства и флористических областей, карты районирования растительности, пять цветных картин, две цветные фотографии и четыре фоторепродукции. В витринах помещены объемно засушенные ветви, кора, древесина многих видов деревьев и кустарников: *Araucaria bidwillii* Hook., *Eucalyptus obliqua* L'Her., *E. cinerea* F. Muell., *E. amygdalina* Labill., *Acacia dealbata* Link, *A. melanoxylon* R. Br., *A. verticillata* Willd., *Melaleuca leucadendron* L., *Leptospermum juniperinum* Smith, *Hakea acicularis* R. Br., *H. suaveolens* R. Br., *Lomatia longifolia* R. Br., *Pittosporum undulatum* Vent., *Callistemon lanceolatis* DC., *Callitris oblonga* Rich., *Casuarina equisetifolia* L. и др.

Еще одна витрина посвящена растительному миру Капского флористического царства. Здесь даны текстовые характеристики, цветные картины, карта растительности и некоторые типичные растения: *Leucodendron argenteum* R. Br., *Erica canaliculata* Andr., *Protea cynaroides* L., *Pelargonium zonale* L.'Hér., *Gladiolus cardinalis* Curt., *Crinum moorei* Hook.

Наконец, последняя витрина экспозиции этого зала рассказывает о Патагонской и Новозеландской флористических областях Антарктического царства. Помимо описаний областей и наиболее интересных видов здесь экспонируются цветные фотографии, картины, карта царства и немало объемно засушенных видов растений, в частности *Podocarpus totara* D. Don, *Araucaria imbricata* Pav., *Leptospermum scoparium* Forst., *Olearia forsteri* Hook., *Cordyline australis* Hook. *Phormium tenax* Forst. и др.

Над витринами размещены фризы из 38 больших (125 × 90 см) черно-белых фотографий, часть из них оригинальны, а остальные — фоторепродукции из книг.

Между витринами Австралийской и Капской флористических областей на торцовой стене зала размещена крупноформатная диорама (рис. 2) с окном 4.3 × 2.5 м, которая передает характер и особенности мангровой растительности на побережье Тихого океана в период отлива. На переднем плане — *Rhizophora mucronata* Lam. с характерными ходульными корнями. Слева вдали виден берег океана с высокими кокосовыми пальмами.

Всего новые экспозиции содержат 3100 натурных экспонатов, 190 цветных фотографий, 150 черно-белых фотографий, около 1000 различных схем, рисунков, карт, 200 текстовых характеристик.

Таково вкратце содержание новых экспозиций ботанического музея Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. Авторы сознают, что экспозиция далеко не полна, особенно в разделе «Растительный мир земного шара». Необходимо провести еще ряд экспедиций в некоторые регионы Советского Союза и, особенно, палео- и неотропиков с целью дальнейшего пополнения экспозиции.

Авторы пользуются случаем, чтобы выразить искреннюю благодарность всем ботаническим учреждениям, которые содействовали работам наших экспедиций и сбору материала, особенно ботаническим садам, откуда получены интереснейшие натурные экспонаты для некоторых разделов экспозиции, в частности по земному шару.

В настоящее время перед сотрудниками встают новые задачи не только по усовершенствованию экспозиций, но и по созданию путеводителей, усилению и улучшению пропаганды ботанических знаний среди широких слоев населения. Некоторые успехи в этом деле уже достигнуты. С мая 1969 г. по ноябрь 1973 г. экспозиции нашего музея осмотрели 842 350 посетителей, было проведено 1535 организованных экскурсий, сотрудники музея опубликовали только в 1973 г. 19 научно-популярных статей, прочитали 28 научно-популярных лекций для широких кругов населения.

## ЛИТЕРАТУРА

Вавриш П. О., Л. Д. Морозова. (1972). До методики виготовлення объемних експонатів рослин для експозицій ботанічних та краезнавчих музеїв. Укр. бот. ж., XXIX, 4. — Доброчаева Д. М., Б. В. Заверуха, Л. М. Сипайлова. (1968). Про створення ботанічного музею Інституту ботаніки АН УРСР. Укр. бот. ж., XXV, 5. — Доброчаева Д. М., Б. В. Заверуха, Л. М. Сипайлова. (1970). Про відкриття першої черги Ботанічного музею Інституту ботаніки АН УРСР. Укр. бот. ж., XXVII, 4. — Доброчаева Д. Н., Б. В. Заверуха, Л. М. Сипайлова. (1972). Ботанический музей Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. Бот. ж., 57, 3. — Зеров Д. К. (1972). Очерк филогении бессосудистых растений. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. I. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Gäumann E. (1964). Die Pilze. — Novak F. A. (1972). Vyšši rostliny. I, II.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного
Академии наук Украинской ССР,
Киев.

Получено 14 I 1974.

# ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК 621.186 : 581.111 : 58

А. П. Петров

## О ПОГЛОЩЕНИИ ВОДЯНЫХ ПАРОВ РАСТЕНИЯМИ

A. P. PETROV. ON THE ABSORPTION OF WATER VAPOUR BY PLANTS

В «Ботаническом журнале» (т. 58, № 11, стр. 1687—1688, 1973) опубликовано письмо в редакцию В. Л. Вознесенского, содержащее критику работы В. М. Свешниковой. Так как вопрос о поглощении водяных паров растениями имеет важное эколого-физиологическое значение, нельзя оставить без внимания весьма одностороннее его освещение автором письма.

Вознесенский пишет, что «проникновение водяных паров в лист растения, в его межклетники, можно себе представить только на основании законов диффузии. . . Лист растения сам по себе не обладает механизмом активного поглощения паров воды. Поэтому нет никаких причин, обусловливающих поток водяных паров из атмосферы в ассимилирующие органы растений» (стр. 1687).

О поглощении водяных паров обычно судят по увеличению веса проб растения. Будет ли в межклетниках пар в состоянии, близком к насыщению или менее насыщенным, — от этого вес листа практически не изменится. Вес может увеличиться лишь при адсорбции водяных паров на поверхностях клеток и при капиллярной конденсации паров в межфибриллярных порах клеточных оболочек. В замкнутом сосуде вес газа увеличивается при повышении давления внутри сосуда, но лист не есть замкнутый сосуд. С увеличением относительной влажности воздуха возрастает лишь парциальное давление паров воды, а не общее давление.

Как известно, в толще клеточных оболочек развита система капилляров между целлюлезными микрофибриллами. Они имеют, по Слейчеру (1970), радиус 10—100 ммк, а в сильно кутинизированных оболочках — около 1 ммк. Давление насыщенного пара над вогнутыми менисками воды в этих капиллярах тем меньше, чем меньше радиус капилляра. Пар, далеко не достигший еще состояния насыщения над плоской поверхностью, будет уже насыщенным или пересыщенным над вогнутыми поверхностями менисков в капиллярах. Поэтому в них будет происходить капиллярная конденсация. Давление насыщенного пара над мениском характеризует активность воды в капилляре по условиям термодинамического равновесия. Можно сказать, что чем меньше радиус капилляра, тем меньше активность воды в нем. По Слейчеру, при радиусе 100 ммк относительное давление 0.99 и водный потенциал минус 15 бар, при радиусе 1 ммк относительное давление 0.33, а водный потенциал минус 1500 бар. Слейчер пишет, что при радиусе капилляра 1 ммк потеря воды возможна лишь после смерти растения. Точнее следовало сказать: «лишь при снижении относительного давления менее 0.33».

Вес отрезанного листа, если бы мы сумели исключить фотосинтез (в темноте), дыхание (ингибиторы?) и транспирацию (антитранспиранты?) будет представлять меняющуюся величину в зависимости от колебаний относительной влажности воздуха. При повышении последней будет происходить капиллярная конденсация в порах соответствующего радиуса и увеличение веса. При снижении влажности воздуха будет происходить потеря воды из тех же капилляров. Поэтому должно существовать подвижное равновесие между влажностью воздуха и общей оводненностью листа. Если началась капиллярная конденсация, то у поверхности менисков давление паров снизится, создастся градиент концентрации, возникнет поток пара к поверхности менисков из окружения или из внешней атмосферы. Для такого поглощения водяных паров листом вовсе не требуется 100% относительной влажности воздуха, как полагает Вознесенский.

В условиях пустыни вероятно, имеет место и другой механизм поглощения воды листом. Нельзя полагать, что в жаркие дни вся адсорбирующая поверхность как в мезофилле, так и в кутикуле находится в состоянии адсорбционного насыщения и покрыта полимолекулярным слоем воды, удерживаемой полярными группами молекул биополимеров и водородными связями. Известно, что степень адсорбционного насыщения

поверхностей увеличивается при увеличении парциального давления водяных паров в атмосфере и при снижении температуры. И этот механизм вносит какой-то вклад в колебания веса проб растений в зависимости от относительной влажности воздуха и температуры.

Что эти явления реально существуют, показывают результаты точных экспериментов. Сухие семена дурнишника, по Шеллу (Сабинин, 1955), поглощали воду из воздуха над 50% раствором серной кислоты, т. е. из воздуха с относительной влажностью около 36% (в растворе серной кислоты 49.5% активность воды равна 0.36) (Робинсон, Стокс, 1963).

Признано открытием (Л. Н. Бабушкин) поглощение растением воды, испарившейся при транспирации, и это не удивительно. При транспирации вода преодолевает осмотические силы самое большее в десятки атмосфер, а пары ее, попадая в сферу действия адсорбционных сил, будут удерживаться, например, в виде мономолекулярного слоя силами в 1000 атмосфер и более (Сабинин, 1955).

Вознесенский рекомендует автору разбираемой им статьи провести простой опыт — «срезать веточки и листочки растения, замазать пораненные места, взвесить их, оставить ночью в природной обстановке, а затем опять взвесить. Результаты таких экспериментов будут совершенно ясны и даже не потребуют статистической обработки» (там же). Должен сказать, что такой опыт ничего путного не даст. Безусловно в опыте будут иметь место физические процессы адсорбции паров и капиллярной конденсации в ночное время. Однако одновременно будет происходить и транспирация живых клеток листа как активный физиологический процесс. Никто не доказал, что ночью транспирация полностью прекращается. Кроме того, будет происходить потеря веса в процессе дыхания. Точно измерить что-либо необычайно трудно, тем более в этом сложном сочетании различных процессов.

Стоит привести результаты некоторых наших наблюдений. Полоски от расщепленного листа кукурузы снизу закреплялись к неподвижной опоре, а сверху присоединялись к рычажку самописца, регистрирующего изменения длины полоски. Автор имеет более 30 записей суточных обратимых изменений размеров листа (Петров, 1965). Как правило, полоска листа к вечеру начинает постепенно удлиняться, достигает максимума ночью в предутренние часы, а с восходом солнца быстро сокращается. Однажды, при закреплении полоски листа, я как-то ухитрился оторвать его от растения. Надо было его заменить, но мелькнула мысль оставить его в приборе. Оказалось, что оторванная полоска ночью испытывает такие же изменения длины, как и полоска, связанная с растением. Утром она, понятно, засыхает. Лист кукурузы оказался датчиком влажности воздуха, он может быть более чувствительным датчиком, чем обезжиренный волос гигрометра, удлинение которого также зависит от капиллярной конденсации паров в микроскопических порах.

Адсорбция паров воды и капиллярная конденсация ее имеют большое значение и в увлажнении почв. Указанные процессы описываются уравнением Фрейндлиха и Сперанского (Роде, 1952), в реальности их никто не сомневается.

Мы не будем останавливаться на эколого-физиологическом значении обсуждаемых процессов. Отметим лишь, что увеличение водного потенциала в растении всего на несколько бар может иметь решающее значение для роста (он происходит преимущественно ночью) и для фотосинтеза, хотя бы в утренние часы.

## ЛИТЕРАТУРА

Петров А. П. (1965). Водный обмен растений и вопросы координации физиологических функций. В сб.: Вопросы физиологии сельскохозяйственных растений. — Робинсон Р., Р. Стокс. (1963). Растворы электролитов. — Роде А. А. (1952). Почвенная влага. — Сабинин Д. А. (1955). Физиологические основы питания растений. — Слейчер Р. (1970). Водный режим растений.

Казанский ветеринарный институт. Получено 21 III 1974.

*Vol. LX* *No 2*

Febryary, 1975

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

**E. S. Teryokhin, M. S. Yakovlev, Z. I. Nikiticheva.** Development of microsporangium, pollen grains, ovule and embryo sac in *Cynomorium songaricum* Rupr. (*Cynomoriaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 153
**I. A. Grudzinskaya.** On the origin of the American species of *U lmus* (hybridogenity and significance of «flavonoid scope) . . . . . . . . . . . . . . . . . . 163
**N. V. Voronkina.** Histogenesis in root apices of angiospermous plants and possibble ways of its evolution . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 170
**N. P. Demchenko.** The sequence of entering mitosis in wheat root sister cells and their difference in duration of mitotic cycles . . . . . . . . . . . . . . 188

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH . . . . . . . . . . . . . . . . . . 199

**L. P. Ryssin, T. N. Kasantzewa.** The method of coenopopulation analysis in geobotanical research. (199). **B. R. Vasilyev, I. P. Savinov, V. M. Shmidt.** The mathematical analysis of leaf growth. The usage of Hompertz's function. (209). — **A. F. Luknitskaya.** A simple method of quick determination of cell sizes and shapes in desmid algae. (217)

NEW TAXA . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 219

**G. P. Yakovlev.** New species of *Moldenhawera* Schrad. (*Caesalpiniaceae*). (219).

REPORTS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 221

**G. S. Avakov.** On the modern equivalent of the tertiary *Engelhardtia brongniartii* Sap. (*Juglandaceae*). (221). — **Nguen Tien Ban.** Notes on the genus *Dasymaschalon* (Hook. f. et Thoms.) Dalla Torre et Harms (*Annonaceae*). (223). — **B. A. Yurtsev, P. G. Zhukova, T. V. Plieva, V. Yu. Raszhivin, N. A. Sekretareva.** Interesting floristic finds in the easternmost Chukotka Peninsula. III. (233). — **V. S. Chekanj.** *Carex* species of the Lower Amur (247). — **I. T. Vasilchenko.** On the rational organization of herbariums. II. (254). — **A. R. Grintal.** Adaptation of photosynthesis to temperature in *Laminaria saccharina* (L.) Lam. (256). — **T. A. Fedotova.** Age-dependent changes of root anatomical structure in *Potentilla alba* L. (265). — **D. M. Zalessky, A. E. Sokolova.** Anatomo-morphological characteristics of leaves of some *Ficus* species of the section *Rhizocladus* Endl (272)

SURVEY OF ARTICLES . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 280

**M. A. Baranova.** Classification of ontogenetic types of stomata. (To the issue of the publication by Fryns-Claessens and Van Cotthem). (280).

REVIEWS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 298

**L. A. Kuprianova.** *M. Van Campo, B. Lugardon.* Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollen de quelques Gymnospermes et Angiospermes. 1973. (298).

CHRONICLE . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 300

**D. N. Dobrochaeva, B. V. Zaverukha, L. M. Sipailova.** New expositions of the Botanical museum of the N. G. Kholodny Botanical institute, Academy of Sciences of the Ukrainian S. S. R. (300).

LETTERS TO THE EDITOR . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 309

**A. P. Petrov.** On the absorption of water vapour by plants. (309).

## СОДЕРЖАНИЕ


Стр.

**Э. С. Терёхин, М. С. Яковлев, З. И. Никитичева.** Развитие микроспорангия, пыльцевых зерен, семяпочки и зародышевого мешка у *Cynomorium songaricum* Rupr. (*Cynomoriaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 153

**И. А. Грудзинская.** О происхождении американских видов *Ulmus* (гибридогенность и значение флавоноидного показателя) . . . . . . . . . . . . 163

**Н. В. Воронкина.** Гистогенез в апексах корней покрытосемянных растений и возможные пути его эволюции . . . . . . . . . . . . . . . . . . 170

**Н. П. Демченко.** Последовательность перехода к митозу сестринских клеток в корне пшеницы и различие их по продолжительности митотических циклов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 188

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . . . . . . . . . 199

**Л. П. Рысин, Т. Н. Казанцева.** Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях. (199). — **Б. Р. Васильев, И. П. Савинов, В. М. Шмидт.** К математическому анализу роста листьев. Использование функции Гомпертца. (209). — **А. Ф. Лукницкая.** Простой метод быстрого определения размеров и формы клеток у десмидиевых водорослей. (217).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 219

**Г. П. Яковлев.** Новые виды *Moldenhawera* Schrad. (*Caesalpiniaceae*). (219).

СООБЩЕНИЯ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 221

**Г. С. Аваков.** О современном эквиваленте третичной *Engelhardtia brongniartii* Sap. (*Juglandaceae*). (221). — **Нгуен Тьен Бан.** Заметки о роде *Dasymaschalon* (Hook. f. et Thoms.) Dalla Torre et Harms (*Annonaceae*). (223). — **Б. А. Юрцев, П. Г. Жукова, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. А. Секретарева.** Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. III. (233). — **В. С. Чекань.** Осоки Нижнего Приамурья. (247). — **И. Т. Васильченко.** О рациональной организации Гербариев. II. (254). — **А. Р. Гринталь.** Температурная адаптация фотосинтеза *Laminaria saccharina* (L.) Lam. (256). — **Т. А. Федотова.** Возрастные изменения анатомической структуры корней *Potentilla alba* L. (265). — **Д. М. Залесский, А. Е. Соколова.** Анатомо-морфологическая характеристика листьев некоторых видов *Ficus* секции *Rhizocladus* Endl. (272).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 280

**М. А. Баранова.** Классификация онтогенетических типов устьиц. (К выходу в свет публикации Фринс-Классенса и Ван Коттема). (280).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . . . . . . . . . . . . . . . . 298

**Л. А. Куприянова.** *М. Ван Кампо* и *В. Люгардон.* Зернистая подпокровная структура эктекзины пыльцы некоторых *Gymnospermae* и *Angiospermae*. 1973. (298).

ХРОНИКА . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 300

**Д. Н. Добрачаева, Б. В. Заверуха, Л. М. Сипайлова.** Новые экспозиции Ботанического Музея Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. (300).

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 309

**А. П. Петров.** О поглощении водяных паров растениями. (309).

## ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

*КНИГИ ПО БОТАНИКЕ*

**Абрамов И. И.** Проблема эндемизма у листостебельных мхов. (Комаровские чтения, вып. 22), 1969. 55 стр. 24 к.

**Арктическая флора СССР.** Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. 5, 1966. 208 стр. 1 р. 17 к.

**Базилевская Н. А.** и др. Краткая история ботаники. Труды Московского общества испытателей природы. Т. 31, 1968. 310 стр. 2 р. 09 к.

**Бардунов Л. В.** Листостебельные мхи Восточного Саяна. 1965. 160 стр. 87 к.

**Бардунов Л. В.** Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. Труды Восточно-Сибирского филиала АН СССР. Вып. 42. Серия биологическая. 1961. 120 стр. 68 коп.

**Библиографический справочник** к «Ботаническому журналу». Тт. 41—50. 1956—1965 гг. 1969. 132 стр. 68 коп.

**Ботанические материалы** Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова. Т. 20. 1960. 515 стр. 2 р. 60 к. Т. 22. 1963. 341 стр. 1 р. 67 к.

**Васильченко И. Т.** Новые для культуры виды яблони. 1963. 153 стр. 58 коп.

**Верзилов В. Ф.** Регуляторы роста и их применение в растениеводстве. 1971. 144 стр. 46 коп.

**Вознесенский В. Л.** Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. Изд. 2-е, испр. и доп. 1971. 52 стр. 23 коп.

**«Флора европейской части СССР»**, в 12 томах, том I, Коллектив авторов. Отв. ред. Ан. А. Федоров, 1974. Изд. «Наука». Ленингр. отд. Л., 35 л., 2 р. 50 к.

В I томе имеется обширное введение, в котором изложены принципы построения издания, приведена дихотомическая таблица для определения всех семейств высших растений, помещены плаунообразные, хвощеобразные, папоротникообразные и голосеменные растения, а также части покрытосеменных (злаков). Издание охватывает как дикорастущие, так и главнейшие культурные растения, произрастающие на территории европейской части СССР; приводится их таксономия, экологические условия их местообитаний, распространение, хромосомные числа.

Всего в I томе приведено 27 семейств, 167 родов, 650 видов и подвидов. Имеется 28 таблиц, 1 карта районов флоры, 5 портретов ботаников.

Сдан в печать II том, объемом 20 п. л. Этот том включает однодольные растения (сем. Orchidaceae, Juncaceae, Cyperaceae и Commelinaceae).

«Флора европейской части СССР» является основным справочным пособием по определению растений для ботаников, агрономов, преподавателей, студентов и любителей природы.

Ежегодно предполагается выпускать один-два тома.

Тираж издания строго ограничен. Просим заранее направлять заказы на выходящие из печати тома в магазины «Академкнига».

---

1 р. 50 к.



Индекс
70056

## ВНИМАНИЮ АВТОРОВ

Имеются в продаже отдельные номера «Ботанического журнала» 1971 г. — №№ 1, 5, 9, 10; 1972 г. — №№ 2, 5, 6, 10; 1973 г. — №№ 3, 4, 5; 1974 г. — № 2.

*Заявки присылать в редакцию «Ботанического журнала»*

*Для получения книг почтой заказы просим направлять по адресу*

**117464 Москва,** В-464, Мичуринский проспект, 12, магазин «Книга-почтой» Центральной конторы «Академкнига»;

**197110 Ленинград,** П-110, Петрозаводская ул., 7, магазин «Книга—почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига» или в ближайшие магазины «Академкнига».

*Адреса магазинов «Академкнига»*

480391 **Алма-Ата,** ул. Фурманова, 91/97; 370005 **Баку,** ул. Джапаридзе, 13; 320005 **Днепропетровск,** проспект Гагарина, 24; 734001 **Душанбе,** проспект Ленина, 95; 664033 **Иркутск,** 33, ул. Лермонтова, 303; 252030 **Киев,** ул. Ленина, 42; 277012 **Кишинев,** ул. Пушкина, 31; 443002 **Куйбышев,** проспект Ленина, 2; 192104 **Ленинград,** Д-120, Литейный проспект, 57; 199164 **Ленинград,** Менделеевская линия, 1; 199004 **Ленинград,** 9 линия, 16; 103009 **Москва,** ул. Горького, 8; 117312 **Москва,** ул. Вавилова, 55/7; 630090 **Новосибирск,** Академгородок, Морской проспект, 22; 630076 **Новосибирск,** 91, Красный проспект, 51; 620151 **Свердловск,** ул. Мамина-Сибиряка, 137; 700029 **Ташкент,** ул. К. Маркса, 29; 700029 **Ташкент,** Л-29, ул. Ленина, 73; 700100 **Ташкент,** ул. Шота Руставели, 43; 634050 **Томск,** наб. реки Ушайки, 18; 450075 **Уфа,** Коммунистическая ул., 49; 450075 **Уфа,** проспект Октября, 129; 720001 **Фрунзе,** бульвар Дзержинского, 42; 310003 **Харьков,** Уфимский пер., 4/6.